
A.M.N.H.
1928

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

x (Bull. Zool.)

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. Blanc (Lausanne), O. Fuhrmann (Neuchâtel), E. Guyénot (Genève) et F. Zschokke (Bâle).

TOME 34

Avec 7 planches

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1927

TABLE DES MATIÈRES

du Volume 34

Fascicule 1. Février 1927.

Fascicule 2. Mai 1927.

Fascicule 3. Septembre 1927.

Fascicule 4. Décembre 1927.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 34)

Mai 1927 N° 1

Generalversammlung

der

Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft

abgehalten im Zoologischen Institut der Universität Bern
am 26. und 27. März 1927

unter dem Vorsitz von

Prof. Dr. F. BALTZER.

Samstag den 26. März 1927

GESCHÄFTLICHE SITZUNG

Beginn: 18 Uhr. 31 Mitglieder sind anwesend.

1. Jahresbericht 1926-27,

erstattet durch den Präsidenten.

Werfen wir zunächst einen kurzen Rückblick auf die Tätigkeit derjenigen schweizerischen Institutionen, an denen die Schweizerische Zoologische Gesellschaft interessiert ist.

a) Die Subvention der Schweiz. Eidgenossenschaft für die *Revue Suisse de Zoologie* wurde im vergangenen Jahre in normaler Weise von den eidgenössischen Räten im Betrage von Fr. 2.500 bewilligt und durch Vermittlung unserer Gesellschaft an die Leitung der *Revue*, Herrn Dr. Bedot in Genf ausgerichtet. Es sei auch von unserer Seite den Räten und dem Departement des Innern der beste Dank für die Subvention ausgesprochen.

Im Zusammenhang damit sei erwähnt, dass die *Revue* im Berichtsjahre (1926) einen stattlichen Band (Vol. 33) mit 23 wissenschaftlichen Arbeiten auf 666 Druckseiten, mit 7 Tafeln und 241 Textfiguren veröffentlicht hat. Von diesen Arbeiten gehören 12 in das Gebiet der Faunistik, 2 in dasjenige der Anatomie und Entwicklungsgeschichte und 9 in das Gebiet der allgemeinen Zoologie.

Zugleich ist die *Revue* das Publikationsorgan für die Vorträge unserer Jahresversammlung. Die an der letzten Versammlung zu Neuenburg gehaltenen Vorträge sind in dem Faszikel 3 des 33. Bandes mit 71 Seiten und 20 Figuren im Text veröffentlicht. Wir wissen Herrn Kollegen Bedot für diese Publikationsmöglichkeit aufrichtigen Dank.

Als zweite Zeitschrift, in der neben anderen biologischen Zweigen auch die zoologische Arbeit unseres Landes mit zum Ausdruck kommt, sei die *Zeitschrift für Hydrologie* genannt. Sie hat unter der Führung ihres Hauptredaktors, Prof. Dr. H. Bachmann, Heft 3 und 4 des 3. Bandes mit 5 Arbeiten auf 276 Druckseiten, 1 Tafel, 167 Textfiguren und 3 Tabellen veröffentlicht.

Als dritte Publikation sei diejenige des *Concilium bibliographicum* erwähnt, das der Leitung von Prof. Dr. J. Strohl untersteht und im Berichtsjahr den 36. Band mit 500 Seiten veröffentlichte.

Es mögen neben diesen Zeitschriften auch die Organe der angewandten Zoologie nicht unerwähnt bleiben, die ebenfalls den zoologischen Interessen unseres Landes dienen und von Mitgliedern unserer Gesellschaft herausgegeben werden: die *Schweizerische Fischereizeitung* unter der Redaktion von Herrn Dr. G. Surbeck, Bern, das *Bulletin suisse de pêche et de pisciculture*, redigiert von Herrn Prof. Dr. O. Fuhrmann, Neuenburg, und das *Annuaire agricole de la Suisse romande*, unter der Leitung von Herrn Dr. H. Faës, Lausanne.

b) Wie bisher wurden auch im Jahre 1926 die üblichen Kredite für die Arbeitsplätze an den biologischen Stationen in Neapel und Roscoff von den eidgenössischen Räten bewilligt. Wir sind auch hiefür den Räten und dem Departement des Innern zu bestem Dank verpflichtet. Die Arbeitsplätze haben unseren Zoologen auch dieses Jahr wichtige Dienste geleistet. Der Neaplerplatz wurde während des Jahres 1926 benutzt von den Herren Prof. Dr. Ad. Naef und Dr. Probst (Zürich), das Arbeitszimmer in Roscoff von den Herren Dr. Portmann (Basel) und Dr. Neukomm (Lausanne).

c) Für den Stand der zoologischen Untersuchung des schweizerischen Nationalparks, an der eine Reihe unserer Mitglieder beteiligt sind, sei auf die *Verhandlungen der Schweiz. naturforschenden Gesellschaft* in Freiburg, S. 93 *ff.*, verwiesen.

d) Aus dem wissenschaftlichen Leben unserer Gesellschaft während des Jahres 1926 seien folgende Daten hervorgehoben:

Vom 29. August bis zum 1. September hielt die Schweiz. naturforschende Gesellschaft in Freiburg ihre Jahresversammlung ab. In Verbindung damit fand auch eine wissenschaftliche Sitzung unserer Gesellschaft zusammen mit der entomologischen Gesellschaft statt, die recht gut besucht war, und ein umfangreiches Programm abwickelte, das 14 Vorträge der Herren REICHENSPERGER, SCHMASSMANN, MENZEL, STEINMANN, SURBECK, HAEMMERLI-BOVERI, SCHOPFER, SEILER, STAEGER, LEUZINGER, FERRIERE, GANDOLFI-HORNYOLD und PICTET, sowie zwei Demonstrationen (ELKIND, STAUB) umfasste.

e) Endlich sei kurz die Biographie unserer Gesellschaft im Berichtsjahr skizziert. Wir hatten 1926 142 Mitglieder. Ausgetreten ist ein Mitglied.

2. BERICHT DES QUÄSTORS, HERRN DR. R. DE LESSERT (BUCHILLON) AUF 31. DEZEMBER 1926.

Les comptes de la Société zoologique suisse pour l'exercice 1926 se présentent comme suit:

Recettes.

Solde 1925	1.448,79
Cotisations 1926	819,25
Intérêts sur titres	231,20
Remboursement Bon 6% Banque Dépôts et Crédits	99,50
Subvention fédérale à la *Revue Suisse de Zoologie* par l'intermédiaire de la S.H.S.N. . . .	2.500,—
Total	5.098,74

Dépenses.

Frais généraux	377,15
Subvention Dr. J. Carl	1.000,—
Achat Bon 5% Banque Dépôts et Crédits . .	100,—
Subvention fédérale remise au Directeur de la *Revue Suisse de Zoologie*	2.500,—
Solde à nouveau	1.121,59
Total	5.098,74

Nach dem Bericht des Quästors wird der Bericht der Rechnungsrevisoren, der Herren E. André und W. Morton, verlesen. Die Rechnungen sind in Ordnung befunden. Beide Berichte werden von der Versammlung genehmigt.

3. Subventionen.

Die Versammlung beschliesst auf Antrag des Vorstandes und auf Empfehlung von Herrn Prof. Fuhrmann, Neuenburg, an Herrn Dr. J. G. Baer, Genf, eine Subvention von Fr. 700 auszurichten zur Unterstützung bei der kostspieligen Drucklegung seiner umfangreichen Arbeit *Monographie de la famille Anoplocephalidae (Cestodes)*.

4. Aufnahme neuer Mitglieder.

Folgende 13 Kandidaten, die sich zum Eintritt in unsere Gesellschaft angemeldet haben, werden einstimmig aufgenommen:

Auf Antrag des Jahresvorstandes: Dr. O. Morgenthaler, Bern-Liebefeld; Dr. F. Leuenberger, Bern; Dr. O. Schreyer, Bern; Cand. phil. F. Michel, Bern; Cand. phil. W. Fyg, Thun; Cand. phil. H. Weber, Schaffhausen.

Auf Antrag der Herren Prof. Guyénot, Pictet, Dr. Naville, Dr. Schotté und Fräulein Dr. Ponse, in Genf: Mme Dr. Welti, Mlle Dr. V. Bischler; Lic. ès sc. Jeanne Piquet und Marcelle Valette; Stud. sc. biol. J. de Beaumont und D. Bovet — alle in Genf.

Auf Antrag der Herren Dr. Handschin und Portmann, Basel: Cand. phil. A. O. Werder, Basel.

Die Mitgliederzahl der Gesellschaft beträgt mit diesen Aufnahmen 154.

5. Wahlen des Vorstandes für 1927-1928.

Die nächste Generalversammlung fällt auf Freiburg. Als Jahrespräsident wird Herr Prof. Dr. A. Reichensperger gewählt, als Vizepräsident Herr Prof. Dr. Musy, als Sekretär Herr Dr. Gandolfi-Hornyold, alle in Freiburg. Herr Dr. R. de Lessert (Buchillon, Vaud) übernimmt wieder das Amt des Kassiers und Generalsekretärs, die Herren Prof. André, Genf, und W. Morton, Lausanne, dasjenige der Rechnungsrevision.

6. Verschiedenes.

Der Vorsitzende orientiert über den Stand der von der schweizerischen Landesbibliothek herausgegebenen *Schweizerischen Bibliographie der Mathematik und Naturwissenschaften* und legt die Druckbogen des im Erscheinen begriffenen ersten Bandes vor.

Samstag, den 26. März 1927, 19–20 Uhr.

WISSENSCHAFTLICHE SITZUNG

1. F. Lehmann (Zürich): *Entwicklungsstörungen in der Bildung der Spinalganglien von Pleurodeles, erzeugt durch Defekte des umgebenden Mesoderms.*
2. A. Portmann (Basel): *Dedifferenzierung bei Seeanemonen und ihre Bedeutung für das Problem der Axialgradienten.*

Um 20 Uhr 15 fanden sich die Mitglieder der Gesellschaft zu einem Abendessen im Bürgerhaus zusammen, zu dem der Jahresvorstand auf Grund der tatkräftigen Unterstützung durch den Regierungsrat des Kantons, den Gemeinderat und den Burgerrat der Stadt Bern und durch die bernische naturforschende Gesellschaft hatte einladen können. Der Jahresvorstand möchte im Namen der Gesellschaft den Behörden und der naturforschenden Gesellschaft, deren Vertreter in freundlicher Weise an dem Abend teilnahmen, den besten Dank aussprechen.

Sonntag, den 27. März 1927, 8–13 Uhr 30.

WISSENSCHAFTLICHE SITZUNG.

44 Personen sind anwesend.

1. A. Naville (Genève): *Nos connaissances actuelles sur le cycle chromosomique et la meiose chez les Sporozoaires.*
2. F. Baumann (Bern): *Experimente über den Geruchssinn der Viper.*
3. E. Guyénot (Genève): *Quelques aspects du problème de la régénération chez les Amphibiens* (Zusammenfassendes Referat).

Erfrischungspause und Demonstrationen.

4. K. Hescheler (Zürich): *Die jungtertiäre Säugetierfauna Mitteleuropas und ihre Bedeutung für die Deszendenzlehre.*
5. H. Stauffacher (Frauenfeld): *Der Maul- und Klauenseuche-Erreger (mit Demonstrationen).*
6. A. Pictet (Genève): *La variation des Papillons au Parc national et ses rapports avec le Mendélisme (avec démonstrations).*
7. K. Ponse (Genève): *L'évolution de l'organe de Bidder et la sexualité chez le Crapaud.*

13 Uhr 45: Gemeinsames Mittagessen im Hôtel Bristol.

15 Uhr 15: Besichtigung der v. Wattenwyl'schen Sammlung afrikanischer Grossäugetiere im naturhistorischen Museum. Führung: Prof. Dr. Baumann.

Der Jahresvorstand:

Dr. G. Fankhauser, *Sekretär.*

Prof. F. Baumann, *Vizepräsident.*

Prof. F. Baltzer, *Präsident.*

MITGLIEDERVERZEICHNIS

DER

SCHWEIZERISCHEN ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT

(26. März 1927).

Ehrenpräsident:

BLANC, H., Prof., Dr. Avenue des Alpes 36, Lausanne.

A. Lebenslängliche Mitglieder:

GANDOLFI HORNYOLD (de), Prof. Dr, Museo Naval, San Sebastian (Espagne).
JANICKI, C., Prof., Dr, Institut de Zoologie, Varsovie (Pologne).
*WILHELMI, J., Prof., Dr, Landesanstalt für Wasserhygiene, Berlin-Dahlem.

B. Ordentliche Mitglieder:

ANDRÉ, E., Prof., Dr, Délices 10, Genève.
BAER, J.-G., Dr, Rue de Hollande, 14, Genève.
BALTZER, F., Prof., Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
*BARBEY, Aug., Dr, Expert-Forestier, Bel Coster, Chemin du Levant, Lausanne.
*BAUDIN, L., Dr, Villa du Mont-Tendre, Route du Mont, Lausanne.
BAUMANN, F., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Bern.
BAUMEISTER, L., Dr, Strassburgerallee 15, Basel.
*BEAUMONT (de) J., Laboratoire de Zoologie, Genève.
BEDOT, M., Dr, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
BEGUIN, F., Dr, Directeur de l'Ecole normale, Neuchâtel.
*BIGLER, W., Dr, Gundeldingerstrasse 147, Basel.
BISCHLER, V., Fräul. Dr., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
BLOCH, J., Prof., Dr, Burgunderstr. 331, Solothurn.
BLOCH, L., Dr, Bahnhofstrasse 15, Grenchen, Solothurn.
BLOME, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
BOLLINGER, Dr, G., Lehrer, Aescherstr. 21, Basel.
BOSSHARD, H., Prof., Dr, Weinbergstrasse 160, Zürich 6.
*BOVET, D., Laboratoire de Zoologie, Genève.
BRETSCHER, K., Dr, Weinbergstrasse 146, Zürich 6.
*BUGNION, Ed., Prof., Dr, Villa La Luciole, Aix-en-Provence (France).
BURCKHARDT, Gottl., Dr, Hirzbodenweg 98, Basel.

Burg von, G., Bez.-Lehrer, Olten †.
Büttikofer, John, Dr, Hallwylstrasse 32, Bern.
Carl, J., Dr, Priv.-Doc., Museum d'Histoire naturelle, Genève.
Chappuis, P.-A., Dr phil., Université, Cluj (Roumanie).
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, Fribourg.
Daiber, Marie, Fräul., Dr, Prof., Prosektor, Krähbühlstr. 6, Zürich 7.
Delachaux, Th., Dr, Prof. au Gymnase, Vieux Châtel 17, Neuchâtel.
Dohrn, R., Prof., Dr, 92 Via Crispi, Naples (Italie).
*Donatsch, Franz, St. Moritz, Graubünden.
*DuBois, Anne-Marie, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*DuBois, G., Laboratoire de Zoologie, Université, Neuchâtel.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Universität, Bern.
Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Engel, A., Champ-fleuri, Lausanne.
Escher-Kündig, J., Dr, Gotthardstrasse 35, Zürich 2.
Faës, H., Dr, Petit-Montriond, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, Zoolog. Institut, Bern.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, Musée d'Histoire naturelle, Berne.
Forcart, L., cand. phil., St. Jakobstrasse 6, Basel.
Forel, Aug., Prof., Dr, Yvorne (Vaud).
Frey-Stämpfli, Ruth, Frau, Dr, Donnerbühlweg 12, Bern.
Fuhrmann, O., Prof., Dr, Université, Neuchâtel.
Fyg, W., stud. phil., Seefeld Thun.
Geigy, R., cand. phil., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Gisi, Julie, Fräul., Dr, Lehrerin a. d. Töchterschule, Spalenring 103, Basel.
Guyénot, E., Prof., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Haberbosch, P., Dr, Bezirksschule, Baden.
Hämmerli-Boveri, Frau, Dr Victoire, Chur.
Handschin Ed., Dr, Priv.-doc., Gundeldingenstrasse 73, Basel.
Helbing, H., Dr, Sek.-Lehrer, Friedensgasse 33, Basel.
Hescheler, K., Prof., Dr, Zool. Inst., Universität, Zürich.
Hofmänner, Barthol., Dr. Prof. au Gymnase. Parc 26, La Chaux de-Fonds.
*Hoffmann. K., Dr med., Albananlage 27, Basel.
*Huber, O., Dr, Palmenstrasse 26, Basel.
Jegen, G., Dr, Eidgen. Versuchsanstalt, Wädenswil.
Keiser, Fred., Dr, Zoolog. Institut, Basel.
Keller, H., Lehrer, Pratteln.
Knopfli, W., Dr, Stauffacherstr. 9, Zürich.
Küenzi, W., Dr, Naturhistorisches Museum, Bern.
Küpfer, Max, Prof., Dr, Klausstrasse 20, Zürich 8.
Lagotala. H., Prof., Dr, Arsenal, Genève.
Landau, E., Prof., Dr, Universität, Kowno (Litauen).
*La Roche, R., Dr. Rheinfelden.
Lebedinsky, N. G., Prof., Dr, Institut de Zoologie, Albertstrasse 10, Université, Riga.

*Lehmann, F., Dr, Zool. Institut, Freiburg im Brisgau.
Lessert (de), R., Dr, Buchillon (Vaud).
Leuenberger, F., Dr, Marzilistrasse, Bern.
Leuzinger, H., Dr, Châteauneuf près Sion (Valais).
Linder, C., Prof., Dr, Caroline 5*b*, Lausanne.
Mathey-Dupraz, C.-A., Prof., Colombier.
*Mauvais, G., Lab. de Zool. de l'Université de Neuchâtel.
Menzel, Richard, Dr, Theeproefstation, Buitenzorg, Java.
*Menzi, J., Dr, Wiedingstrasse 44, Zürich 3.
Mermod, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., Dr, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
Michel, F., cand. phil., Freiestrasse 51, Bern.
Monard, A., Prof., Dr, La Chaux-de-Fonds.
*Montet, Gabrielle, Mlle, Dr, La Tour-de-Peilz, Vevey (Vaud).
Morgenthaler, O., Dr, Bern-Liebefeld.
Morton, W., Vieux-Collonges, Lausanne.
Müller, R., Dr, Lehrer, Villettenstrasse 20a, Muri bei Bern.
Murisier, P., Dr, Lab. de Zool. de l'Université, Lausanne.
Musy, M., Prof., Dr, rue de Morat 245, Fribourg.
Naef, A., Prof., Dr, Aquario, Naples.
*Naville, A., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Neeracher, F., Dr, Unterer Rheinweg 144, Basel.
Noll-Tobler, H., Dr, Glarisegg bei Steckborn.
*Perret, E., Dr, La Chaux-de-Fonds.
Peyer, Bernh., Dr, Gloriastrasse 72, Zürich 7.
Pictet, Arnold, Dr, Priv.-Doc., route de Lausanne 102, Genève.
*Piguet, E., Prof., Dr, rue de la Serre, Neuchâtel.
*Piquet, J., Mlle, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Pittet, Léon, Dr méd., La Chassotte près Fribourg.
*Ponse, Kitty, Mlle, Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Portmann, Ad., Dr, Zool. Inst. Universität, Basel.
*Reichel, M., Zool. Inst. Universität, Neuchâtel.
Reichensperger, Aug., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Universität (Pérolles), Freiburg.
Reverdin, L., Dr, Assistant, Labor. anthropologie Université, route de Chêne, Genève.
Revilliod, Pierre, Dr, Ass., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ris, F., Dr, Direktor, Rheinau (Zürich).
Robert, Henri, Dr, Glion (Vaud).
*Rosen, F., Dr, rue Blaise-Degoffe, 6, Paris.
Rothenbühler, H., Dr. Gymn.-Lehrer, Thunstrasse 53, Bern.
Roux, Jean, Dr, Naturhist. Museum, Basel.
Rubeli, O., Prof., Dr, Alpeneckstrasse 7, Bern.
*Ruttimann, Max, Laboratoire de Zoologie, Université, Neuchâtel.
Sarasin, Fritz, Dr, Spitalstrasse 22, Basel.
Sarasin, Paul, Dr, Spitalstrasse 22, Basel.
Schäppi, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich.

Schaub, S., Dr, Kleinhüningerstr. 188, Basel.
*Schenkel, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.
Schmassmann, W., Dr, Bezirkslehrer, Liestal.
Schneider, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.
Schneider-Orelli, O., Prof., Dr, Entomolog. Institut der Eidgen. techn. Hochschule, Zürich.
Schopfer, W. H., instituteur, Rue Muzy, 15, Genève.
Schotté, O., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Schraner, Ernst, Dr, Tillierstrasse 50, Berne.
*Schreyer, O., Dr, Kasernenstrasse 50, Bern.
Schulthess-Schindler (v.), A., Dr, Wasserwerkstr. 53, Zürich.
Schweizer, J., Dr, Lehrer, Birsfelden (Baselland).
*Seiler, J., Prof., Dr. Schlederlohe b./München, Post Wolfratshausen.
*Smith, J., Rev., Delsbergerallee 27, Basel.
*Stauffacher, H., Prof., Dr, Frauenfeld.
Steck, Theodor, Dr, gewes. Stadtbibliothekar, Bern.
Stehlin, H. G., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
Steiner-Baltzer, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
Steiner, G., Priv.-Doc., Dr, Bureau of Plant Industry, Agricultural Department, Washington.
Steiner, H., Dr, Bolleystrasse 40, Zürich 6.
Steinmann, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
Stingelin, Theodor, Dr, Bez.-Lehrer, Olten.
Stohler, R., cand. phil., Aeschenvorstadt 57, Basel.
Strasser, H., Prof., Dr, Anat. Institut, Bern †.
Strohl, J., Prof., Dr, Zool. Institut, Universität, Zürich.
Surbeck, G., Dr, Schweiz. Fischereiinspektor, Wabernstr. 14, Bern.
Theiler, A., Prof., Dr, Kantonsschule, Luzern.
Thiébaud, M., Prof., Dr, Faub. du Lac 14a, Biel.
*Vallette, M., Mlle, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Vonwiller, P., Dr, Prosektor a. d. Anatomie, Zürich 7.
Walter, Ch., Dr, Lehrer, Eulerstrasse 59, Basel.
Weber, H., Zool. Institut, Freiburg im Brisgau.
Weber, Maurice, Dr, Trois Rods s. Boudry (Neuchâtel).
Werder, O., Zool. Institut, Basel.
Welti, E., Mme, Dr, 10, Bourg-de-Four, Genève.
Wettstein, E., Prof., Dr, Attenhoferstrasse 34, Zürich 7.
*Wiesmann, R., Dr, Pfarrhaus, Horgen.
Witschi, E., Dr, Priv.-Doc., Zool. Institut d. Universität, Basel.
Zehntner, L., Dr, Reigoldswil (Basel Land).
Zschokke, F., Prof., Dr, Universität, Basel.

Les membres dont le nom est précédé d'un *, ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Vol. 34, n° 1. — Février 1927.

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE
DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE

La perte du pouvoir régénérateur des Anoures, étudiée par les hétérogreffes, et la notion de territoires.

par

Emile GUYÉNOT

avec la planche 1 et 21 figures dans le texte.

SOMMAIRE :

INTRODUCTION.

Nous ne savons à peu près rien des causes pour lesquelles certains organismes se montrent incapables de régénération. On constate seulement, d'une façon générale, que cette propriété s'affaiblit avec l'âge, et que, dans un phyllum tel que celui des Vertébrés, le pouvoir régénérateur disparaît rapidement dans les classes les plus élevées en organisation. Cependant, il semble que dans d'autres groupes zoologiques, des animaux, par ailleurs très voisins, peuvent manifester des aptitudes très dissemblables à la régénération. Le problème de la perte du pouvoir régénérateur paraît se présenter d'une façon particulièrement favorable à l'expérimentation dans le cas des Batraciens Anoures. Ici, la capacité de régénération, considérable chez les embryons, très développée chez les larves, disparaît complètement à une époque plus ou moins voisine de la métamorphose. Quelles modifications générales ou locales se passent alors qui aient pour conséquence la suppression de la propriété de régénérer des parties telles que les membres ? Nous sommes, sur ce point, réduits aux hypothèses.

On peut d'abord imaginer que la perte du pouvoir régénérateur serait lié à une sorte de vieillissement des tissus, survenant à une période plus ou moins précoce du développement, suivant les organismes. Cette hypothèse s'appuierait sur cette constatation que la capacité de régénération s'affaiblit généralement avec l'âge; elle serait en accord avec les observations qui semblent indiquer que des animaux incapables de régénérer, tels que les Mammifères, sont cependant doués d'un certain pouvoir régénérateur pendant la période embryonnaire; elle permettrait enfin de comprendre que ce ne soit qu'à un certain âge, vers la fin de la vie larvaire, que la capacité de régénération disparaît chez les Anoures.

Toutefois, il faut bien reconnaître que cette explication n'aurait une valeur réelle que si l'on pouvait donner à ce terme vague de vieillissement des tissus, un sens histologique ou cytologique précis. Or, il est évident que si l'on compare la patte, capable de régénération, d'un Triton adulte et la patte d'un têtard d'Anoure, au moment où son pouvoir régénérateur disparaît, on ne peut prétendre que la dernière soit histologiquement plus vieille que la première. C'est, au contraire, la patte de Triton qui présente le maximum de différenciation, avec un squelette en grande partie

ossifié, des muscles depuis longtemps fonctionnels, un tissu conjonctif riche en formations fibrillaires. Inversement, au moment où elle ne peut déjà plus être régénérée, la patte d'un têtard n'est pas encore entièrement formée; son squelette est mi-fibreux, mi-cartilagineux, ses éléments contractiles en pleine période de différenciation, son tissu conjonctif d'un type embryonnaire. Il est hors de doute que c'est la patte dont la structure est la plus jeune qui est devenue inapte à la régénération.

Le fait que la perte du pouvoir régénérateur survient, chez les Anoures, à une époque voisine de la métamorphose pourrait, d'autre part, faire penser que ce sont les processus métamorphotiques qui entraînent des modifications générales, défavorables à la régénération. On serait ainsi conduit, par exemple, à imaginer que les produits de résorption, déversés dans le sang à la suite des phénomènes d'histolyse, détermineraient la production d'anticorps, capables d'inhiber la régénération de certains tissus. Cependant, une semblable explication me paraît inadmissible. Chez la majorité des Anoures, la régénération des pattes disparaît bien avant la régression de la queue et les transformations histolytiques qui l'accompagnent. Inversement, chez l'*Alytes*, la capacité de régénération persiste encore un certain temps après l'achèvement de la métamorphose. *Grosso modo*, les deux phénomènes, perte de la régénération et métamorphose, se passent à des périodes voisines, mais il n'y a pas, entre eux, ce synchronisme ou cet ordre régulier de succession que supposerait une relation de causalité.

On pourrait cependant envisager un autre ordre de liaison entre ces faits, en supposant que tous deux sont la résultante de modifications du milieu intérieur, liées au changement d'activité de certaines glandes endocrines. Entre autres possibilités, les transformations de la sécrétion thyroïdienne, dont on connaît bien l'action déterminante sur le déclanchement de la métamorphose, ne réaliseraient-elles pas, en même temps, un milieu intérieur, un terrain défavorables à la régénération ? Ce qui donne à cette nouvelle hypothèse une certaine base positive, ce sont les résultats, parfois contradictoires, il est vrai, obtenus par quelques auteurs, relativement à l'action des glandes à sécrétion interne sur la régénération.

Déjà en 1911, Walter notait que, chez les Tritons, l'ablation de la glande thyroïde entraînait sinon la suppression, du moins le ralentissement de la régénération. Cependant, Pawlowsky (1923)

a constaté que l'ingestion de thyroïde (condition inverse) exerçait une action semblable, en retardant la régénération et en rendant les régénérats moins volumineux. Au cours de ses belles recherches sur l'action de la thyroïde, ROMEIS (1913-25) a noté que, chez les têtards de Grenouille, la régénération de la queue était partiellement inhibée par la nourriture à la thyroïde, tandis que l'ingestion de thymus paraissait favoriser ce processus. Récemment, O. SCHOTTÉ (1926*a*) constatait que l'hypophysectomie exerce une forte action inhibitrice sur la régénération chez les Tritons adultes et les larves de Salamandre, tandis que — chose remarquable — cette opération n'a aucun effet sur la régénération des larves de Triton.

Ces résultats montrent qu'il ne serait pas absurde d'attribuer la perte du pouvoir régénérateur à une modification de la constitution hormonique du milieu intérieur. Mais on ne saurait conclure, du fait que la vitesse de régénération est fonction de l'activité de certaines glandes endocrines, que c'est à une cause de ce genre qu'est certainement due la disparition définitive de cette propriété. La résection des nerfs entraîne aussi la cessation de la régénération; il ne viendrait cependant à l'esprit de personne de supposer que si les pattes d'un têtard ne régénèrent plus, c'est à une défectuosité d'innervation qu'il faut nécessairement en attribuer la cause.

Les quelques réflexions qui précèdent montrent combien sont vagues les hypothèses que nous pouvons émettre touchant le mécanisme de la perte du pouvoir régénérateur chez les Anoures. C'est pourquoi j'ai cherché à soumettre au contrôle expérimental cette première partie du problème: la perte de la régénération est-elle due à une modification du milieu intérieur, que celle-ci soit de nature hormonique ou non, liée directement ou non aux processus métamorphotiques ? Comme on le verra, les résultats ne sont pas entièrement démonstratifs, en raison de la méthode à laquelle j'ai dû avoir recours. Ils me paraissent plutôt en faveur d'une réponse négative. C'est d'ailleurs ce que permet de penser *a priori* cette simple observation que lorsqu'un têtard de Crapaud n'est déjà plus capable de régénérer ses pattes, il peut encore parfaitement régénérer sa queue. Le moment de la perte du pouvoir régénérateur n'est pas le même pour les différents territoires d'un organisme ; cette constatation n'est guère conciliable avec l'hypothèse d'une modification globale du milieu intérieur, déterminant la suppression de la capacité régénérative.

Méthode et technique.

L'idée expérimentale, qui a été le point de départ de ces recherches, était de prélever une patte de têtard âgé, au moment où la régénération ne se fait plus et de la transplanter sur un têtard plus jeune, constituant un terrain encore favorable à la régénération. Si la patte transplantée, et non susceptible d'être régénérée *in situ*, devenait capable de régénération sur un porte-greffe plus jeune, ce résultat serait la preuve que l'absence de régénération était liée à quelque modification du milieu intérieur. Si, au contraire, la patte transplantée continuait à ne pas être régénérée — les conditions de reprise du greffon étant supposées parfaites — ce serait la démonstration que la perte du pouvoir régénérateur est indépendante d'un changement spécifique du milieu intérieur.

Malheureusement, lorsque j'eus le loisir de tenter cette expérience, je ne disposais plus que de têtards de Crapaud n'ayant entre eux que des différences d'âge insuffisantes. Je pus bien me procurer quelques têtards plus jeunes, n'ayant encore que des ébauches de pattes postérieures, mais les greffes ne réussirent pas. Je dois d'ailleurs dire que chaque fois que j'ai essayé sur des têtards voisins de la métamorphose de greffer des pattes — qu'il s'agisse d'hétéro-, d'homo- ou même d'autogreffes, je me suis toujours heurté à la même difficulté. Les greffons paraissent reprendre, présentant à leur base le gonflement qui est l'indice de la pénétration de la lymphe à leur intérieur, mais au bout de quelques jours ils entrent en dégénérescence et sont entièrement résorbés après 24 à 48 heures. Une autre difficulté vient de ce que les têtards porte-greffe — vraisemblablement par suite du traumatisme opératoire — se métamorphosent beaucoup plus vite que les témoins. Romeis (1914) a fait une constatation semblable sur les têtards qu'il nourrissait à la thyroïde et à certains desquels il amputait la queue : les amputés se métamorphosaient toujours plus vite que les autres. Cette accélération de la métamorphose a pour conséquence que les délais nécessaires à la reprise du greffon sont à peine écoulés que les animaux ont déjà atteint le stade de développement auquel cesse leur propre régénération.

L'expérience inverse aurait consisté à faire la transplantation

d'ébauches de pattes de jeunes têtards sur des têtards plus âgés, déjà incapables de régénération. Si ces jeunes pattes transplantées avaient continué à régénérer, c'eût été la preuve que la régénération dépendait de conditions intrinsèques au territoire greffé et non de la qualité du milieu intérieur du porte-greffe. Pour les raisons que j'ai indiquées plus haut, je n'ai pu réussir cette expérience. D'ailleurs, la rapidité d'évolution du membre fait que l'on ne disposerait pas d'un temps suffisant pour que la greffe puisse reprendre et manifester ensuite son pouvoir régénérateur. Je dois signaler ici qu'une expérience un peu différente, mais entreprise avec la même idée directrice, a été réalisée par mon élève et ami A. Naville (1924). Cet auteur introduisit dans les sacs lymphatiques de Grenouilles adultes des tronçons de queue de têtard de la même espèce et les examina au bout de quelques jours. Or, ces greffons, qui avaient contracté avec le porte-greffe des connexions vasculaires, présentèrent des traces indiscutables de régénération. C'est une preuve que le milieu intérieur des Grenouilles adultes, depuis longtemps incapables de régénérer, n'inhibe pas le phénomène dans les organes larvaires qui sont normalement susceptibles de le présenter.

Ce n'est que tout à fait fortuitement — parce que je disposais en quantité suffisante de têtards de Crapaud *(Bufo vulgaris)* et de larves de *Salamandra maculosa* que j'ai eu l'idée de faire des greffes croisées entre ces deux organismes. L'un d'eux, la larve de Salamandre, représente indiscutablement un terrain très favorable à la régénération ; l'autre, le Crapaud, était utilisé soit au moment où, chez le têtard, la perte de la régénération des pattes vient d'être réalisée, soit un peu plus tard, dans les premiers jours qui suivent l'achèvement de la métamorphose. On pouvait se demander si le milieu intérieur de Salamandre, en pénétrant dans le greffon, ne lui apporterait pas les conditions nécessaires à une reprise du pouvoir régénérateur. Toutefois, l'expérience risquait de se heurter aux difficultés habituelles à l'hétérogreffe, en ce qui concerne la vitalité et le maintien de l'organisation de la patte transplantée. Comme on le verra, les greffes de pattes postérieures de Crapaud sur larves de Salamandre réussirent au delà de toute espérance. Par contre, les greffes réciproques de pattes de Salamandres sur têtards de Crapaud ont toujours été plus ou moins rapidement résorbées. Ce fait que l'hétérogreffe réussit dans un sens et non dans l'autre n'est pas exceptionnel. R. G. Harrison (1925) a constaté que l'ecto-

derme de *Rana palustris* est bien toléré par les embryons d'*Amblystoma punctatum*, tandis que la transplantation inverse est vouée à l'insuccès. Il y a dans ces susceptibilités différentes quelque chose d'analogue à ce que l'on observe dans les croisements entre espèces où fréquemment la fécondation n'est possible que dans un seul sens.

Les expériences ont été conduites de la façon suivante :

1° Le têtard, amputé de la patte postérieure destinée à la greffe est conservé, ce qui permet de s'assurer si le membre enlevé est régénéré ou non. De plus, pour avoir un élément plus précis de comparaison avec l'évolution du membre transplanté, l'autre patte est également amputée, mais à un niveau plus distal.

2° Le membre prélevé est greffé sur une larve de Salamandre. Au bout d'un temps variant, suivant les expériences, de 6 à 37 jours, il est amputé, alors que sa reprise est assurée. Le fragment du membre transplanté, qui est enlevé par cette amputation a été fixé dans quelques cas, en vue d'une étude histologique qui donne des renseignements précieux sur l'état des tissus du greffon, à ce moment. Le tronçon de patte, resté sur le porte-greffe, est conservé un temps suffisant (17-36 jours après l'amputation) pour que la régénération, si elle doit avoir lieu, ait certainement le temps de commencer à se manifester. Enfin, ce greffon est fixé, avec la larve qui le supporte, en vue d'une nouvelle étude histologique.

3° En même temps qu'elle reçoit la greffe, la larve de Salamandre est amputée d'une patte ; de cette façon, on peut s'assurer que, dans chaque cas particulier, rien ne s'oppose à la régénération.

4° La patte de Salamandre amputée est greffée sur un autre têtard de Crapaud ; j'ai indiqué plus haut qu'aucune de ces dernières greffes n'a donné de résultats satisfaisants.

En ce qui concerne le stade de développement des pattes de têtard utilisées pour la transplantation, je me suis toujours adressé, sauf dans deux cas, à des organismes dont les pattes postérieures montraient déjà une indication nette des cinq doigts. Les expériences d'amputation sur les têtards témoins m'ont, en effet, montré que, dans les élevages dont je disposais, c'est à ce moment ou même un peu plus tôt (indication nette d'un seul doigt) que la capacité de régénération des pattes disparaît. Dans une deuxième série, j'ai utilisé des membres encore plus âgés, prélevés sur de jeunes Crapauds venant de se métamorphoser.

La technique d'implantation est très simple : larve de Salamandre et têtard de Crapaud sont endormis simultanément dans l'eau éthérée à 2,5-5 %. Sous le binoculaire, j'ampute la patte de Crapaud, un peu au-dessus du genou et la dépose dans une fente pratiquée sur le dos de la larve de Salamandre, en général au niveau des muscles latéro-dorsaux qui se trouvent sur le flanc de la colonne vertébrale. En pressant légèrement sur la patte — mais en prenant bien soin de ne pas la blesser — on réussit à l'enfoncer plus ou moins profondément dans cette sorte de boutonnière. La rétraction de la peau au voisinage de la surface de section laisse à nu une portion de cuisse qui peut ainsi plus facilement se souder aux tissus du porte-greffe. Les larves sont ensuite transportées sur du coton imbibé d'eau stérile, dans des boîtes en verre, et maintenues à l'obscurité, ce qui diminue les mouvements des animaux après le réveil. Au bout de 24 à 48 heures, la soudure est réalisée et les larves peuvent être replacées dans l'eau ordinaire.

J'ai quelquefois effectué la greffe en pratiquant dans la peau de la Salamandre une incision en croix, permettant de rabattre quatre petits volets triangulaires au milieu desquels je déposais le greffon. En ramenant ces volets cutanés contre la base de la patte transplantée, celle-ci se trouve sertie dans une sorte de calice. Cette technique est très favorable au maintien en place du transplant ; par contre, la soudure des deux épidermes se fait mal et la peau de Salamandre tend à grimper le long du greffon et se substitue peu à peu au revêtement cutané de ce dernier.

L'évolution ultérieure de la patte transplantée est caractéristique : au bout de 48 heures environ, sa partie basale se montre gonflée, tendue, grâce à l'afflux à son intérieur de la lymphe du porte-greffe (fig. 1). Peu à peu cette sorte d'œdème régresse, ce qui correspond à l'établissement progressif de la circulation sanguine. Pendant ce temps, dans la plupart des cas, le greffon s'accroît légèrement et la différenciation des doigts s'accentue. Lorsque l'œdème basal a disparu, la patte est amputée, en général au niveau du tarse. La plaie est toujours cicatrisée en 24 heures, ce qui témoigne de la bonne vitalité du greffon.

Les fragments prélevés ont été fixés, soit au liquide de Bouin, soit au liquide de Zenker et les colorations faites simplement à l'hémalun-éosine.

PREMIÈRE PARTIE

Transplantation de pattes de Crapaud sur larves de Salamandre.

Je distinguerai pour cette expérience deux séries, suivant que les pattes ont été prélevées sur des têtards arrivés à la période critique — c'est-à-dire au moment où ils viennent de perdre le pouvoir de régénérer leurs membres — ou qu'elles sont empruntées à de jeunes Crapauds venant de se métamorphoser.

1re Série. *Transplantation de pattes postérieures de têtards arrivés à la période critique.*

Sur une trentaine de greffes, ayant commencé à reprendre, huit seulement ont pu être conservées assez longtemps, les autres s'étant détachées ou ayant été détruites par des infections secondaires. J'indiquerai d'abord, dans un tableau, les époques auxquelles les amputations et les prélèvements ont été effectués.

N°	Date de la greffe	Amputation		Prélèvement		
		le	après	le	après amputation	après greffe
Z^2	24/4	20/5	26 jours	16/6	27 jours	53 jours
Z^3	28/4	20/5	22 »	26/6	37 »	59 »
Z^{21}	7/5	2/6	26 »	28/6	26 »	52 »
Z^{25}	10/5	16/6	37 »	11/7	25 »	62 »
Z^{26}	26/5	13/6	18 »	8/7	25 »	43 »
Z^{27}	26/5	16/6	21 »	10/7	24 »	45 »
Z^{28}	26/5	16/6	21 »	10/7	24 »	45 »
Z^{30}	18/6	24/6	6 »	11/7	17 »	23 »

Je dirai tout de suite que, dans tous les cas, les larves de Salamandre ont parfaitement régénéré la patte qui leur avait été amputée à titre de contrôle. Inversement, aucun des têtards ayant fourni les pattes transplantées n'a régénéré les membres enlevés. Les moignons se sont simplement cicatrisés, présentant tout au plus,

dans quelques cas, une petite saillie axiale qui n'a pas évolué dans la suite. Je passerai maintenant à la description de chaque cas particulier.

Z 2. Greffe effectuée le 24 avril 1925; la patte présente une individualisation nette des cinq doigts. Deux jours après, la base du greffon se montre gonflée par l'afflux de liquide (fig. I). Au bout de 12 jours, cet œdème local a régressé; les dessins à la chambre claire montrent que la patte a subi un léger accroissement. Le 20 mai, 26 jours après l'implantation, la patte est amputée à la base du tarse. L'examen au binoculaire montre, à ce moment, sur la surface

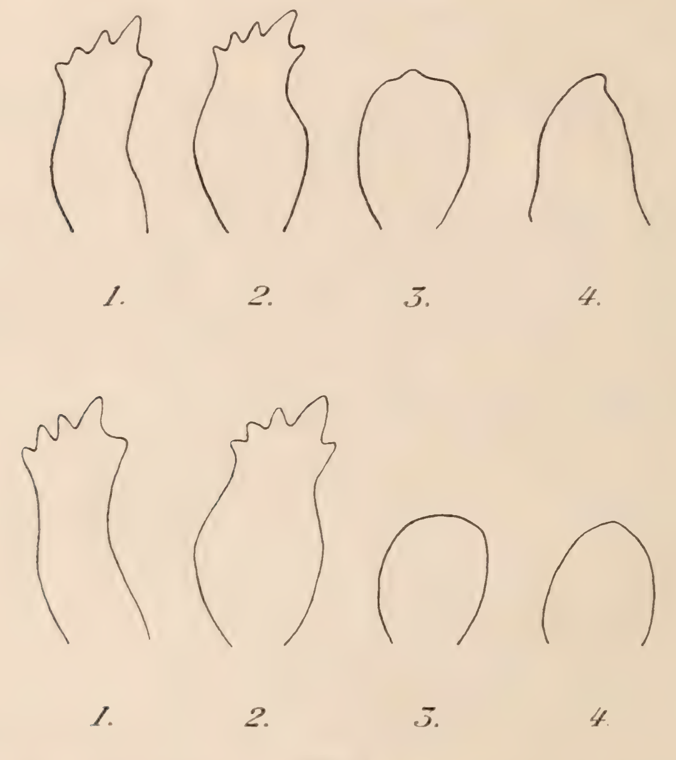


Fig. I.

Croquis effectué à un même grossissement et à la chambre claire montrant diverses étapes des pattes greffées Z 2 et Z 3. En haut, la greffe Z 2 : *1*, le lendemain de la transplantation ; *2*, au bout de 8 jours, gonflement de la base ; *3*, dix jours après l'amputation ; *4*, vingt trois jours après l'amputation. En bas, la greffe Z 3 : *1*, le lendemain de la transplantation ; *2*, treize jours plus tard, base gonflée ; *3*, deux jours après l'amputation ; *4*, trente et un jours après l'amputation.

de section, la présence d'une minime gouttelette de sang, ce qui indique que la greffe est bien vascularisée. Le lendemain, la plaie

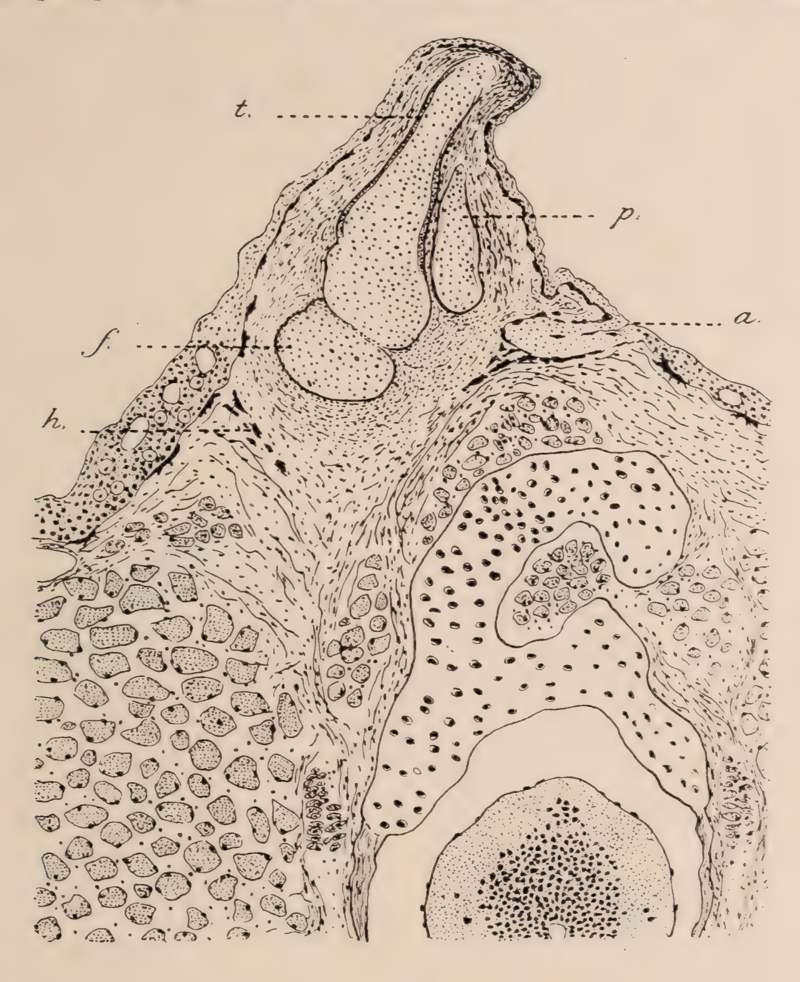


Fig. II.

Coupe à travers la greffe Z 2 : *a*, point de soudure des deux épidermes ; *p*, péroné ; *t*, tibia ; *f*, portion distale du fémur ; *h*. trainées de pigment jalonnant la zone primitive de contact (× 56).

est cicatrisée, l'épiderme nouveau présentant, comme celui du reste de la patte, la teinte gris noirâtre qui distingue nettement la peau de Crapaud de la peau jaune d'or de la larve de Salamandre. Au centre de la cicatrice se forme une petite saillie plus claire qui ne

disparaît pas dans la suite, mais ne présente non plus aucune croissance ni différenciation ultérieures. Cet aspect est très comparable à celui que l'on observe parfois sur les pattes cicatrisées des têtards. Le 13 juin, la larve de Salamandre subit une mue et entre en métamorphose. Le moignon de patte a un peu grandi, a pris une forme pyramidale; la petite saillie s'est légèrement aplatie.

Le 16 juin, 53 jours après l'implantation et 27 jours après l'amputation, la larve de Salamandre est fixée avec son greffon en vue d'une étude histologique.

Sur les coupes (fig. II), on reconnaît que l'épiderme de Crapaud a persisté sur toute la patte en conservant ses caractéristiques; il se distingue nettement de celui de la Salamandre par sa moindre épaisseur, par l'absence des cellules de Leydig, par la taille moindre des cellules et de leurs noyaux (fig. III). Les chromatophores sous-jacents sont plus serrés et moins volumineux que ceux du porte-greffe.



Fig. III.

Dessins montrant la différence la plus habituelle entre la dimension des éléments dans l'épiderme de Crapaud (*B*) et de Salamandre (*A*) et dans les cartilages de Salamandre (*C*) et de Crapaud (*D*) (× 500).

Au point d'accolement des deux épidermes, on voit ceux-ci s'enfoncer en coin dans les tissus et être prolongés par des traînées de pigment, jalonnant la surface primitive de contact.

Le greffon est implanté latéralement par rapport à la colonne vertébrale. Il renferme trois pièces squelettiques, dont la plus profonde représente l'extrémité distale du fémur, les deux autres, parallèles, le tibia et le péroné. Ces parties sont encore cartilagineuses, mais ont subi, dans leurs diaphyses, un début d'ossification. Les cellules cartilagineuses sont tout à fait normales ; on y observe çà et là quelques caryocinèses ; elles se distinguent des cellules cartilagineuses de la Salamandre — celles des neurapophyses par exemple — par leur moindre dimension, ainsi que par l'exiguïté des loges qui les renferment (fig. III). Il y a là un précieux élément de comparaison que j'utiliserai plus loin.

Sur les flancs des pièces squelettiques, et surtout dans les coupes moins axiales que celle ayant servi au dessin de la figure II, on observe des fibres musculaires, en voie de différenciation ; celles-ci sont cependant peu nombreuses, quelques-unes paraissent en dégénérescence ; on rencontre surtout des éléments ayant l'aspect de myoblastes. Tout autour des ébauches squelettiques, le tissu conjonctif de Crapaud (bien reconnaissable à la plus faible dimension de ses éléments), formé principalement de fibroblastes, s'est disposé en couches concentriques ; c'est là le premier stade d'une évolution particulière du conjonctif — sa transformation en cartilage de néoformation — que nous rencontrerons dans d'autres cas. Vers l'extrémité terminale du greffon, on observe une agglomération d'éléments conjonctifs, de fibroblastes, de fibres musculaires en différenciation, qui correspond à la saillie axiale que l'on voyait à la surface de la cicatrice.

La structure des éléments cellulaires, la présence de caryocinèses, montrent que le greffon, après 53 jours d'implantation, a conservé un état remarquable de vitalité. Il faut cependant noter que la différenciation n'a que fort peu progressé par rapport à ce qu'elle devait être au moment de la transplantation. Tout au plus pourrait-on considérer comme telle la formation d'un manchon diaphysaire osseux. Les fibres musculaires sont restées incomplètement différenciées ; la plupart paraissent avoir été résorbées. Je n'ai aperçu aucune figure de phagocytose.

Du côté du porte-greffe, il y a peu de choses à noter si ce n'est un afflux de cellules conjonctives vers le greffon et une croissance hypertrophique anormale de la neurépine. Il est possible que cette dernière modification soit due à une blessure des ébauches verté-

brales au moment de l'implantation. Les aspects que je décrirai plus loin porteraient plutôt à y voir le résultat d'une croissance orientée dans le sens du greffon, mais contrariée par la résistance des plans musculaires, en raison de la situation très latérale de la greffe.

Z 3. Greffe effectuée le 28 avril. Evolution habituelle; le gonflement cesse vers le 15 mai et la patte est amputée le 20 (22 jours après l'implantation) Le lendemain, la plaie est cicatrisée. Dans la suite, la greffe change un peu de forme, mais il n'y a aucun indice de régénération (fig. I) jusqu'au 26 juin (37 jours après l'amputation, 59 jours après la greffe), date à laquelle la pièce est fixée.

On voit sur les coupes (fig. IV) que le greffon est implanté assez latéralement par rapport au plan sagittal de la Salamandre. Ce qui frappe en premier lieu, dans les rapports entre le porte-greffe et le greffon, ce sont les déformations considérables que présentent les neurapophyses du premier. Le plan sagittal de la larve est jalonné par l'emplacement de la chorde dorsale et de la moelle épinière — celle-ci assez fortement déviée d'un côté — et l'on voit que ce plan vient couper la peau un peu en dehors de la limite interne du greffon. Par rapport à ce plan, les neurapophyses présentent un changement très net d'orientation, l'une d'elles s'étant couchée transversalement, l'autre obliquement, de manière que toutes deux convergent vers une neurépine (visible sur d'autres coupes) qui est venue se placer juste au-dessous de la base du greffon. Corrélativement, la moelle épinière et la chorde ont subi des déformations secondaires. Il y a là un phénomène que nous retrouverons chaque fois que la larve était assez jeune, au moment où elle a reçu la greffe, pour que ses parties vertébrales en voie de différenciation aient pu être influencées par la présence du greffon. On note alors soit une déviation, soit une hypertrophie des arcs neuraux, toujours orientés vers le greffon, comme si celui-ci exerçait une sorte d'attraction sur les éléments squelettogènes de son hôte.

Le greffon lui-même est revêtu par son propre épiderme, nettement séparé de l'épiderme de Salamandre. Les parties molles sont constituées surtout par des éléments conjonctifs, disposés d'une façon plus lâche à l'extrémité distale, réunis en amas denses dans la partie centrale. On rencontre quelques faisceaux musculaires en médiocre état et d'assez nombreux myoblastes. Il semble qu'ici encore ce soient les éléments contractiles qui aient le plus été modi-

fiés; ceci est peut-être en rapport avec le fait que les fibres ont, pour la plupart, été doublement sectionnées, une première fois au moment de la transplantation, une deuxième fois lors de l'amputation du greffon.

C'est l'évolution des pièces squelettiques de la greffe et du tissu conjonctif qui les entoure qui présente ici les particularités les plus

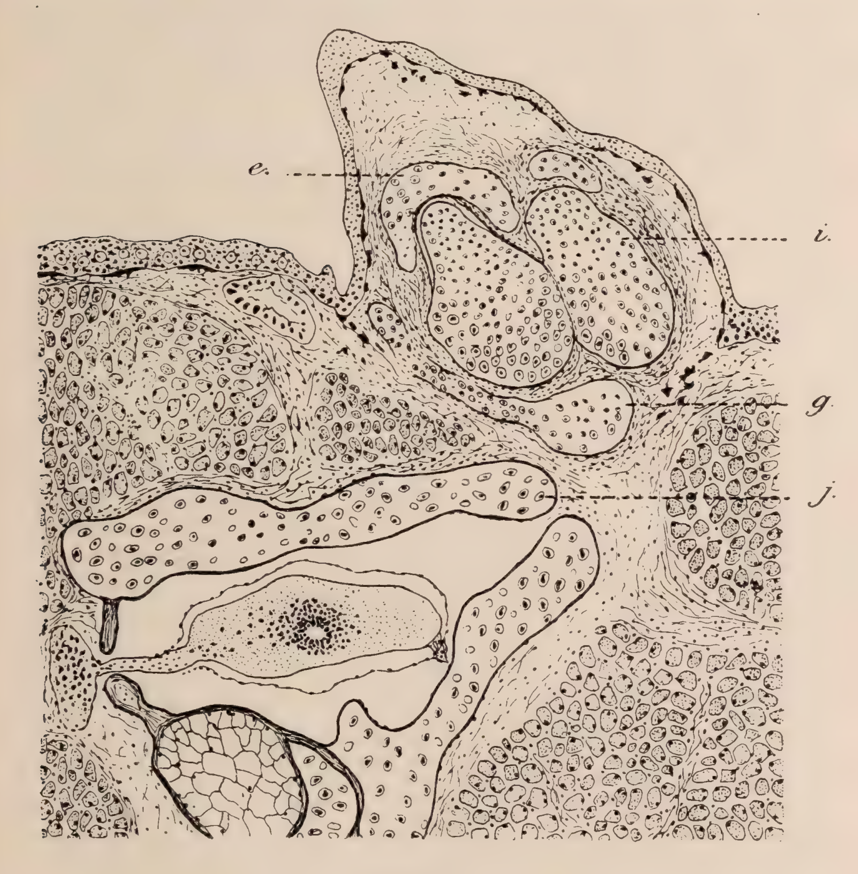


Fig. IV.

Coupe à travers la greffe Z 3: *i*, épiphyse du tibia; *e* et *g*, cartilages secondaires à cellules de Salamandre; *j*, neurapophyse fortement déviée (× 56).

remarquables. La coupe, représentée fig. IV, passe au niveau des extrémités épiphysaires du tibia et du péroné: ce sont des masses cartilagineuses dont les éléments sont beaucoup plus petits que ceux des cartilages voisins de la Salamandre. Autour de ces carti-

lages, se trouve un tissu fibro-cartilagineux, dont les cellules, de petite taille, appartiennent en propre à la patte de Crapaud. Les deux épiphyses sont coiffées de deux plaques cartilagineuses de néoformation; on retrouve une masse cartilagineuse analogue à la base du greffon. Ces cartilages sont indépendants des ébauches du tibia et du péroné et se sont différenciés *in situ*, dans l'épaisseur de la gangue conjonctive.

Cette disposition est encore plus nette si l'on étudie une coupe intéressant les diaphyses des pièces zeugopodiques (fig. V). On reconnaît, sur la coupe, orientée obliquement par rapport à l'axe du greffon, deux noyaux cartilagineux correspondant aux ébauches primitives du tibia et du péroné et dont la périphérie présente un début d'ostéogenèse. A l'intérieur de l'osséine, se trouvent emprisonnés quelques ostéoblastes et la substance fondamentale se prolonge à la périphérie sous forme de filaments plus ou moins anastomosés, diffusant dans le tissu périphérique.

Autour de ces diaphyses se trouve un anneau d'un tissu mi-conjonctif, mi-cartilagineux, dans lequel on peut suivre toutes les étapes de la transformation, en cartilage de Crapaud, de la gaine conjonctive encore si nette dans la zone des épiphyses. On y observe des îlots, des plaques de cartilage néoformé, dont les cellules sont de vrais chondroblastes et dont la substance fondamentale retient fortement l'hématéine. Le reste est formé par une substance hyaline, ne se colorant pas encore à la façon du cartilage, renfermant quelques fibroblastes libres et d'autres qui, tout en ayant gardé leur forme allongée caractéristique, sont emprisonnés dans des loges creusées dans la substance fondamentale; d'autres cellules enfin sont déjà des chondroblastes typiques. Cette zone en voie de chondrification est, à son tour, enveloppée par une deuxième gaine fibreuse, très mince par endroits.

Enfin, autour de cet ensemble, constitué par des éléments appartenant en propre au greffon, on rencontre à nouveau des cellules conjonctives, principalement des fibroblastes. Les dimensions des éléments montrent qu'il s'agit là de cellules de Salamandre, qui ont émigré en suivant l'arc neural jusque dans le greffon lui-même. Dans cette deuxième zone, on observe à nouveau des phénomènes de chondrification avec tous les passages entre des cellules libres, des éléments emprisonnés dans une substance fondamentale incomplètement transformée et de véritables plaques cartilagineuses. Les

dimensions des chondroblastes et celles de leurs loges indiquent que l'on a bien affaire à un cartilage de Salamandre, en tout semblable à celui des neurapophyses. On voit, sur le dessin, une de ces plaques

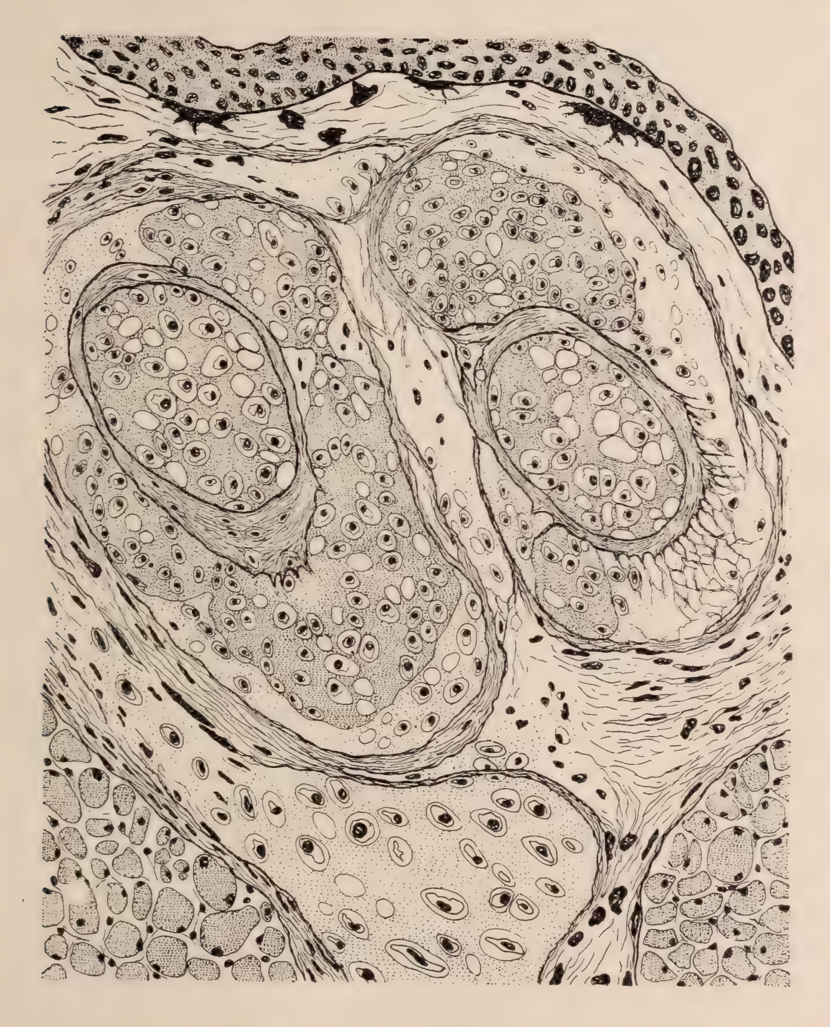


FIG. V.

Coupe à travers le zeugopode du greffon Z 3. On voit les cartilages du tibia et du péroné, entourés d'un anneau diaphysaire osseux, puis d'une couche de cartilage de Crapaud en voie de différenciation. En haut, sous l'épiderme, et en bas, entre les faisceaux de muscles, des ilots de cartilage à cellules de Salamandre (× 170).

cartilagineuses à la base de la figure et le début d'une autre à l'extrémité opposée, tout près de l'épiderme.

On peut donc relever ici l'existence de deux processus remarquables: d'une part, une migration des éléments conjonctifs et une déviation des ébauches vertébrales du porte-greffe, qui se font dans la direction du greffon qui paraît exercer sur eux une action attractive; d'autre part, la transformation de proche en proche des tissus conjonctifs du greffon d'abord, du porte-greffe ensuite, tissus dont la substance fondamentale acquiert peu à peu les caractères du cartilage, tandis que les fibroblastes enfermés à son intérieur prennent finalement l'aspect de chondroblastes.

Z. 21. Greffe effectuée le 7 mai (Pl. 1, fig. 4). L'afflux de la lymphe dans la base du greffon détermine le gonflement de cette partie, état qui persiste jusque vers le 25 mai. Le 2 juin (26 jours après l'implantation) la patte a repris ses dimensions normales et est amputée un peu au-dessous du tarse. La plaie est cicatrisée le lendemain. Dans la suite, le moignon garde le même aspect, sans présenter trace de régénération jusqu'au 28 juin (26 jours après l'amputation, 52 jours après l'implantation), date à laquelle la pièce est fixée.

Je décrirai d'abord, à titre d'exemple, l'état du pied enlevé par l'amputation le 2 juin (fig. VI), ce qui nous renseignera sur le degré de conservation des tissus après 26 jours de transplantation. Les doigts qui ont un peu grandi ont un squelette cartilagineux bien différencié. La peau de Crapaud est normale; sur les flancs des parties squelettiques se trouvent des fibroblastes nombreux, des faisceaux de myoblastes et de fibres musculaires en voie de différenciation. Par rapport à ce que l'on observe dans les moignons prélevés plus tard, les éléments contractiles se montrent en parfait état et ne présentent pas trace de dégénérescence. Tous les tissus sont d'ailleurs tout à fait normaux, bien vivants; les éléments de toutes sortes présentent d'assez nombreuses caryocinèses. Il n'y a pas de doute qu'au moment où le greffon a été amputé, il se trouvait en excellent état de conservation et ce n'est pas dans une diminution de la vitalité de ses parties, ni dans une désorganisation de l'ensemble qu'il faut chercher la cause de la non-régénération consécutive.

L'examen du moignon fixé 26 jours plus tard montre la présence

de l'extrémité distale du fémur, du tibia et du péroné; ces ébauches cartilagineuses ont subi, par endroits, dans leurs portions diaphy-

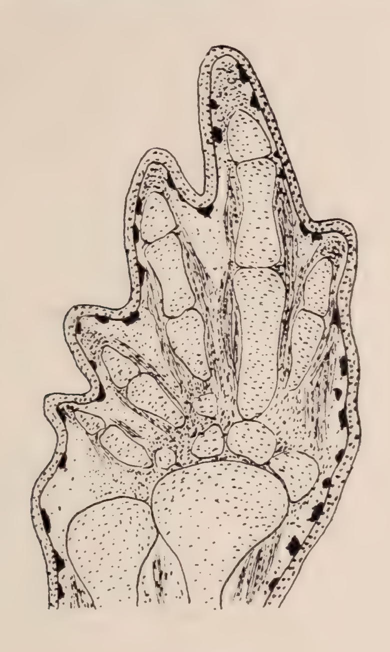


Fig. VI.

Coupe à travers le pied du greffon Z 21, au moment où il est enlevé par l'amputation (× 70).

saires, un début d'ossification. La coupe, représentée fig. VII, est intéressante, en ce qu'elle montre les deux extrémités coupées carrément des pièces du zeugopode qui n'ont été l'objet d'aucun complètement par régénération. L'épiderme de Crapaud est normal; le tissu conjonctif tend à se condenser autour des ébauches squelettiques, mais n'a pas encore subi de chondrification. Les éléments musculaires sont rares, souvent dégénérés; par comparaison avec l'état des éléments contractiles 26 jours plus tôt, on se rend compte que la plupart d'entre eux ont dû être résorbés.

Du côté du porte-greffe, on ne note qu'une légère déviation des neurapophyses, la greffe ayant d'ailleurs été insérée très près de la crête dorsale. Il y a cependant eu migration des cellules conjonctives de Salamandre qui sont venues entourer la base du greffon. Ici encore, ces cellules se trouvent, par places, englobées dans des aires

de substance fondamentale prenant peu à peu les caractères du cartilage. Toutefois, cette transformation est beaucoup moins accusée que dans le cas de la greffe précédente.

Z. 25. Greffe effectuée le 10 mai. La base, d'abord gonflée par l'afflux de la lymphe, reprend ses dimensions normales vers le

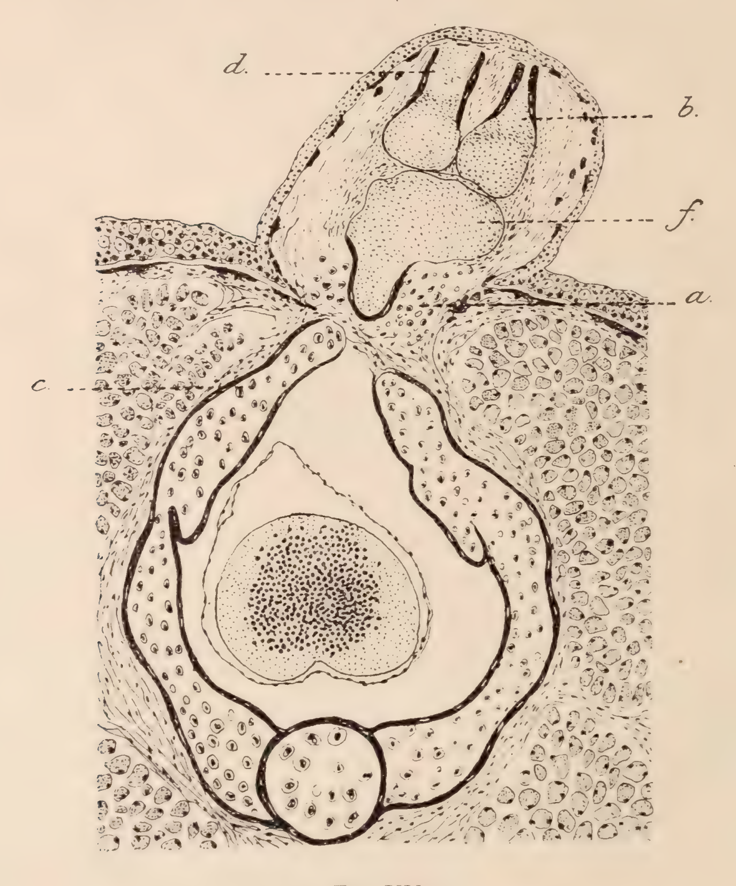


Fig. VII.

Coupe à travers la greffe Z 21 : *c*, neurapophyse légèrement déviée ; *f*, fémur ; *b*, péroné ; *d*, tibia ; *a*, cartilage secondaire à cellules de Salamandre (× 56).

13 juin. L'amputation du pied est pratiquée le 16 juin seulement, 37 jours après l'implantation. Ce retard est dû à ce que j'avais pris pour règle de ne jamais amputer le greffon avant que l'œdème de la

base ait complètement disparu. L'expérience m'avait, en effet, montré que si l'amputation est pratiquée plus tôt, presque toujours la greffe cicatrise mal sa plaie et entre rapidement en dégénérescence. Je pense que le moment où la base cesse d'être gonflée correspond à l'établissement d'une circulation vasculaire normale. Le moignon du greffon se cicatrisa un peu lentement et resta sans présenter aucune régénération jusqu'au 11 juillet (25 jours après l'amputation, 62 jours après l'implantation), date à laquelle le porte-greffe fut trouvé mort à la suite d'une amibiase cutanée. Pas d'examen histologique.

Z. 26. Greffe effectuée le 26 mai. Le greffon, après avoir présenté le gonflement basal suivi du retour aux dimensions normales, fut amputé le 13 juin (18 jours après l'implantation), juste au moment où le têtard qui avait fourni la greffe se métamorphosait avec trois pattes, le membre amputé n'ayant, comme toujours, pas été reconstitué. La plaie fut cicatrisée en 24 heures et le moignon persista sans changement et sans aucun indice de régénération jusqu'au 8 juillet (25 jours après l'amputation, 43 après l'implantation), date à laquelle la larve de Salamandre fut trouvée morte, tuée par les mêmes parasites. Pas d'examen histologique.

Z. 27. Greffe de patte postérieure de têtard ne présentant encore qu'un seul doigt individualisé, effectuée le 26 mai. Bien que cette patte soit moins différenciée, le têtard qui l'a fournie et qui a aussi livré la greffe du cas suivant (Z. 28) ne régénéra nullement ses pattes postérieures. Le 16 juin (21 jours après l'amputation), il ne présentait que deux moignons de cuisse, dont l'un était fermé par une cicatrice plane, et dont l'autre avait présenté dès le début, au centre de la cicatrice, un petit renflement qui n'a pas évolué dans la suite.

La patte greffée subit les transformations habituelles (gonflement de la base) et présenta un achèvement de sa différenciation, si bien que le dessin exécuté le 13 juin montre l'indication nette de quatre doigts. Le 16 juin (21 jours après l'implantation), le greffon est amputé au-dessus du tarse. Le lendemain, la surface est cicatrisée. Il n'y a eu aucune régénération jusqu'au 8 juillet (24 jours après l'amputation, 45 jours après l'implantation), date à laquelle la Salamandre fut fixée.

L'examen histologique (fig. VIII) montre que le greffon offre la structure habituelle; persistance des pièces squelettiques (tibia et péroné) qui présentent un léger début d'ossification; peau de Crapaud normale, tissu conjonctif à cellules peu abondantes; éléments musculaires paraissant avoir tous dégénéré. Du côté du porte-greffe, on peut tout au plus noter une légère incurvation de la neurépine. Il n'y a pas eu de chondrification de voisinage, ce qui est peut-être en rapport avec la jeunesse du greffon.

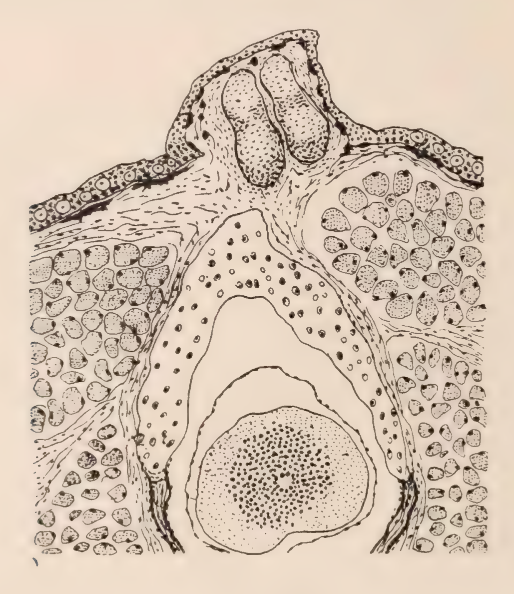


Fig. VIII.

Coupe à travers la greffe Z 27. On ne note qu'une légère déformation de la neurépine (× 56).

Z. 28. Greffe d'une patte postérieure n'ayant qu'un seul doigt individualisé et provenant du même têtard que la précédente, effectuée le 26 mai. La patte qui a subi l'évolution habituelle est amputée le 16 juin, au bout de 21 jours. Le moignon est cicatrisé et reste sans modifications jusqu'au 10 juillet, date du prélèvement (45 jours après l'implantation, 24 jours après l'amputation).

L'examen histologique (fig. IX) montre le bon état des deux pièces squelettiques, tibia et péroné, qui présentent un début d'ossification. D'un côté, l'épiderme de Crapaud a disparu et a été remplacé par la peau de Salamandre, ce qui était déjà visible sur le vivant, la

peau dorée du porte-greffe envahissant le greffon par la base. Les parties molles sont très réduites. Du côté du porte-greffe, on note une déformation très nette des neurapophyses et une traînée d'éléments conjonctifs de Salamandre se continuant au voisinage des ébauches squelettiques du greffon par une bande de tissu cartilagineux. Le contraste entre les grandes cellules du cartilage de Salamandre et les petites cellules du cartilage de *Bufo* est particulièrement net.

Z. 30. Greffe effectuée le 18 juin. Le gonflement de la patte, très net au bout de 48 heures, régresse assez vite et l'amputation a pu être faite le 24 juin, 6 jours seulement après l'implantation. Ce cas

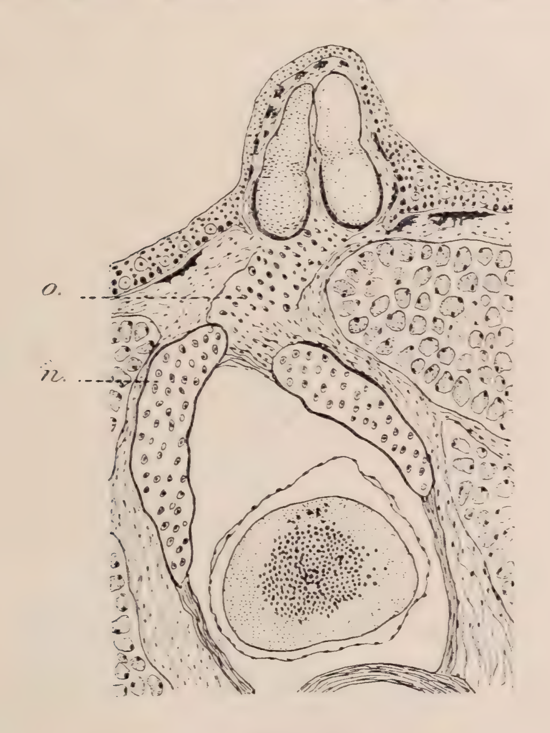


Fig. IX.

Coupe à travers la greffe Z 28 : *n*, neurépine déformée ; *o*, cartilage secondaire de Salamandre allant jusqu'à la base du greffon (× 56).

est intéressant, en ce sens que l'amputation a été pratiquée très précocement, avant qu'aucune dégénérescence des parties molles

ait pu se produire. Le lendemain, la surface de section est cicatrisée. Dans la suite, le moignon subit un léger accroissement, mais sans présenter aucun indice de régénération. La base est partiellement envahie par l'épiderme de Salamandre. Le greffon est fixé avec la larve porte-greffe le 11 juillet, 17 jours après l'amputation et 23 jours après l'implantation.

L'examen des coupes (fig. X) montre que l'amputation a passé par le milieu de la région tarsienne. Le greffon est bien vivant; ses pièces squelettiques sont en voie d'ossification; le tissu conjonctif de Crapaud est abondant, les myoblastes et fibres musculaires forment des faisceaux, surtout nombreux sur certaines coupes.

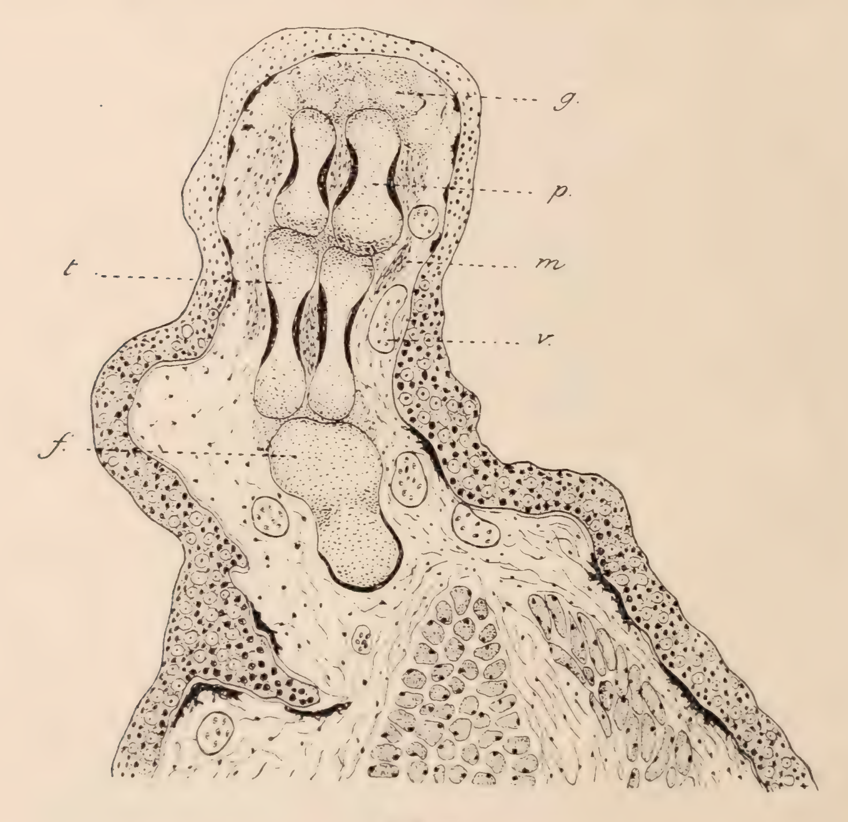


Fig. X.

Coupe à travers la greffe Z 30: *f*, fémur; *t*, tibia du premier groupe zeugopodique; *p*, péroné du deuxième groupe zeugopodique; *g*, cartilages du tarse; *m*, faisceaux musculaires; *v*, vaisseau sanguin (× 56).

On rencontre la section de vaisseaux sanguins très gros et remplis de sang. Aucun indice de dégénérescence.

Le fait le plus singulier est une sorte de dédoublement des os du zeugopode. On observe, en effet, à la base du greffon la partie distale du fémur, puis le tibia et le péroné, dont les diaphyses commencent à s'ossifier. Les épiphyses distales de ces os sont noyées dans un tissu conjonctif riche en fibroblastes et sont en continuité avec les épiphyses de deux nouvelles pièces squelettiques, elles-mêmes coiffées par les cartilages tarsiens. Il est difficile d'imaginer quelles ont pu être les causes de ce dédoublement des pièces zeugopodiques. Peut-être faut-il l'attribuer à une fracture des ébauches cartilagineuses ayant entraîné un trouble de leur différenciation ultérieure ?

Du côté du porte-greffe, on ne note rien de spécial. La greffe, implantée sur le flanc, était trop loin de la colonne vertébrale pour que celle-ci ait pu être modifiée dans sa croissance, par la présence du greffon.

En résumé, huit pattes postérieures de têtards de *Bufo vulgaris*, prélevées au moment où leur pouvoir régénérateur cesse, ont été transplantées sur des larves de Salamandre, au niveau du dos ou des flancs. Les têtards ayant fourni ces greffes ont tous présenté une cicatrisation des moignons, sans aucune régénération des parties manquantes. Les greffons ont été amputés au bout d'un temps variant de 6 à 37 jours après l'implantation. Dans aucun cas, ces greffons n'ont présenté, ni à l'examen de la forme extérieure, ni à l'examen histologique, la plus petite trace de régénération. Cependant, les greffons présentaient au moment de l'amputation une structure parfaitement conservée, des éléments histologiques bien vivants et ayant continué leur différenciation. Ultérieurement se passent des phénomènes de dégénérescence portant électivement sur le tissu musculaire et parfois une transformation du tissu conjonctif en cartilage de néoformation.

Du côté du porte-greffe, on observe, dans la plupart des cas, une migration vers le greffon de cellules conjonctives qui peuvent être à leur tour englobées dans des cartilages de Salamandre néoformés. Lorsque la larve est assez jeune, et le greffon proche de la colonne vertébrale, celle-ci présente un changement d'orientation des pièces de l'arc neural en voie de formation qui se dirigent alors dans la direction du greffon, comme si ce dernier exerçait sur elles une sorte d'attraction.

2me Série. *Transplantation de pattes antérieures ou postérieures de petits Crapauds métamorphosés.*

En même temps que j'effectuais les greffes de la série Z avec des pattes venant de perdre leur pouvoir de régénération, j'ai pratiqué un certain nombre de greffes de pattes antérieures ou postérieures de tout jeunes Crapauds venant de se métamorphoser. Le but de cette expérience était le suivant. Si le milieu intérieur de Salamandre avait pu induire les pattes de têtards à régénérer, on aurait pu objecter que ces parties étaient trop proches du moment où la capacité de régénération venait de disparaître, et que l'expérience était insuffisamment démonstrative. Si par contre, des pattes de *Bufo* métamorphosés avaient présenté des phénomènes régénératifs, l'action favorisante du milieu intérieur n'aurait pu être mise en doute. En réalité, ces pattes, pas plus que celles de la série précédente, n'ont montré aucune trace de régénération.

J'ai réussi à conserver assez longtemps sept de ces hétérogreffes. Le tableau suivant résume les époques auxquelles les greffons ont été amputés et fixés.

N°	Date de la greffe	Amputation		Fixation		
		le	après	le	après amputation	après implantation
X_1 P	21/5	27/5	6 jours	10/7	45 jours	51 jours
X_4 A	21/5	17/6	27 »	10/7	23 »	48 »
X_5 A	27/5	16/6	20 »	16/7	24 »	44 »
X_6 A	27/5	13/6	17 »	2/7	19 »	36 »
X_7 A	27/5	16/6	20 »	3/7	17 »	37 »
X_8 A	27/5	16/6	20 »	10/7	24 »	44 »
X_9 P	27/5	16/6	20 »	11/7	24 »	44 »

X. 1. Patte postérieure amputée au niveau du genou et transplantée sur larve de Salamandre le 21 mai. Le surlendemain, la base du greffon est envahie par la lymphe. L'amputation au niveau du tarse a lieu le 27 mai (au bout de 6 jours); la section est cicatrisée le lendemain. Il n'y a aucune régénération jusqu'au 10 juillet, date à laquelle le greffon est fixé (45 jours après l'amputation, 51 jours après l'implantation).

A l'examen histologique (fig. XI), le greffon présente la section du tibia et du péroné qui ont subi un début d'ostéogenèse. Ces deux pièces sont enchâssées dans une masse cartilagineuse, formée d'éléments de Crapaud. Nous retrouvons ici très nettement le phénomène de chondrification de voisinage, signalé plus haut. Autour de ce cartilage néoformé, on trouve une couche de fibroblastes avec tous les stades de passage entre les cellules libres et celles qui sont emprisonnées dans la substance fondamentale en

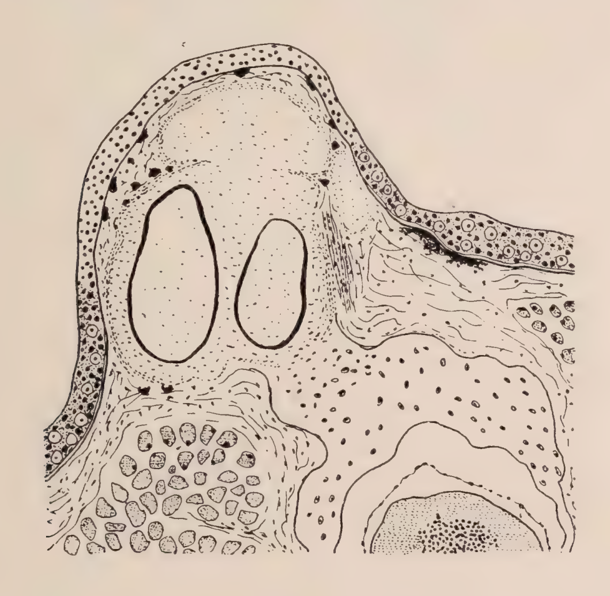


Fig. XI.

Coupe à travers la greffe X 1. On voit le tibia et le péroné en partie ossifiés et enchâssés dans une masse de tissu cartilagineux néoformé (× 56).

voie de chondrification. Les parties molles sont constituées par ce qui reste du tissu conjonctif du Crapaud et de nombreux faisceaux de fibres musculaires en bon état. Les cellules conjonctives entourant le cartilage présentent des caryocinèses assez fréquentes.

Du côté du porte-greffe, on voit un processus cartilagineux de la neurépine venir se souder latéralement à la base du cartilage secondaire du greffon. On y rencontre des fibroblastes en train d'être emprisonnés dans la chondrine. Le contraste entre les cartilages néoformés de Crapaud et ceux renfermant des cellules de Salamandre est particulièrement net.

X. 4. Greffe d'une patte antérieure, amputée au-dessous du coude, effectuée le 21 mai. La base gonflée persiste dans cet état jusqu'au 13 juin. A ce moment, une première amputation, faite à la base des doigts, est suivie d'une cicatrisation rapide. Le 23 juin, une nouvelle amputation est pratiquée, intéressant le carpe; la greffe est bien vascularisée et saigne à la section. Le greffon est envahi à sa base par la peau de Salamandre qui remplace peu à peu l'épiderme de Crapaud. Aucun changement jusqu'au 10 juillet, date à laquelle la pièce est fixée (23 jours après la première amputation, 17 jours après la deuxième et 48 jours après l'implantation).

L'examen des coupes montre que la greffe est enfoncée profondément, les pièces zeugopodiques étant implantées tout près de la neurépine. Les ébauches cartilagineuses du radius et du cubitus présentent une ossification périphérique de leur portion diaphysaire; les pièces du carpe restées dans le moignon sont entièrement cartilagineuses. Les épiphyses distales du radius et du cubitus paraissent en voie d'accroissement par assimilation d'éléments conjonctifs adjacents. On observe, en effet, à ce niveau, tous les passages entre le cartilage normal et les fibroblastes encore libres. Le tissu conjonctif et les faisceaux musculaires du greffon sont en bon état de conservation; l'épiderme est en partie du type Salamandre, et l'on trouve par endroits, en-dessous de la peau envahissante du porte-greffe, les débris de l'ancien épiderme du greffon.

X. 5. Greffe de patte antérieure, effectuée le 27 mai. Evolution habituelle; amputation le 13 juin. Aucune régénération jusqu'au 10 juillet, date où la pièce est fixée (24 jours après l'amputation, 44 jours après l'implantation).

Les coupes (fig. XII) montrent que la greffe est profondément implantée. Le radius et le cubitus présentent un début d'ossification. Les pièces cartilagineuses du carpe sont en bon état et noyées dans une masse de tissu conjonctif présentant par places des débuts de chondrification. Les faisceaux musculaires sont bien conservés, les sections de vaisseaux nombreuses. La peau de Crapaud a été remplacée à la base par celle de la Salamandre. Des débris épithéliaux de Crapaud, inclus dans le conjonctif, forment des amas et parfois des vésicules. Du côté du porte-greffe, on note la présence d'un pont mi-fibreux, mi-cartilagineux, formé de cellules de Sala-

mandre et joignant la base des os du zeugopode du greffon à la neurépine du porte-greffe.

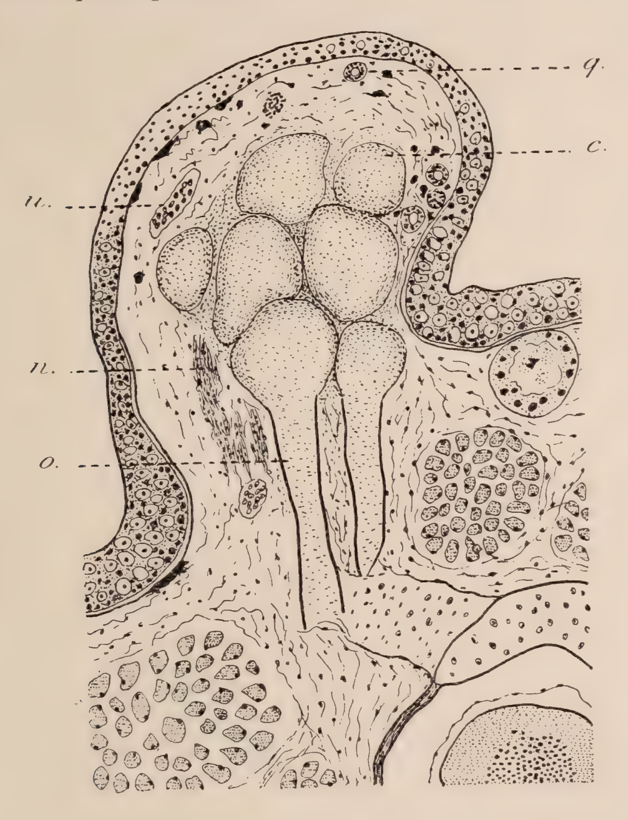


Fig. XII.

Coupe à travers la greffe X 5 : *o*, radius ; *n*, faisceaux musculaires ; *u*, vaisseau sanguin ; *q*, débris de l'épiderme de Crapaud en forme de vésicule ; *c*, cartilages du carpe (× 56).

X. 6 Greffe de patte antérieure effectuée le 27 mai Evolution habituelle. Amputation dans le carpe le 13 juin (après 17 jours). Cicatrisation et évolution normales. Aucune régénération jusqu'au 2 juillet (19 jours après l'amputation, 36 jours après la greffe). A cette époque, la larve porte-greffe, atteinte d'amibiase, est trouvée morte. Pas d'examen histologique.

X. 7. Greffe de patte antérieure effectuée le 27 mai. Evolution habituelle ; amputation le 16 juin (20 jours). Cicatrisation avec

formation d'une saillie centrale. Aucune régénération jusqu'au 3 juillet, date de la fixation (17 jours après l'amputation, 37 jours après l'implantation).

Sur les coupes (fig. XIII), le greffon se montre en parfait état de conservation, avec des cinèses assez nombreuses dans le cartilage et le tissu conjonctif. Les faisceaux musculaires sont tout à fait normaux; la peau de Crapaud n'est remplacée par celle de Salamandre qu'à la base. Les ébauches en partie ossifiées du zeugopode sont noyées dans un cartilage nouveau, formé de cellules de *Bufo*

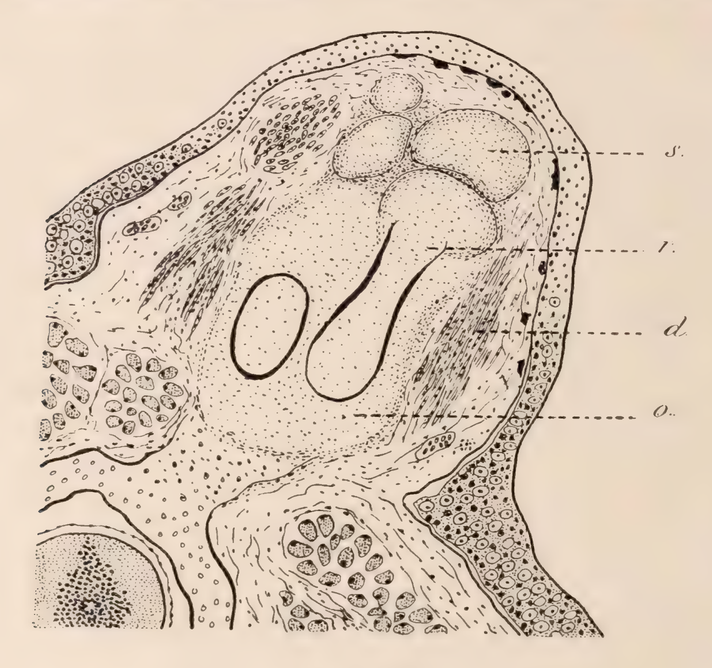


Fig. XIII.

Coupe à travers la greffe X 7: *r*, radius; *s*, cartilages du carpe; *d*, faisceaux musculaires; *o*, cartilage secondaire à cellules de Crapaud, contre lequel vient buter, en bas, un cartilage de Salamandre partant de la neurapophyse gauche (× 56).

et passant insensiblement à une couche périphérique de fibroblastes encore libres. Ce cas est assez comparable à celui de Z 3.

Du côté du porte-greffe, une migration de cellules a constitué un pont, partant de la neurapophyse droite et venant se souder à la base du cartilage secondaire du greffon. Ce pont, mi-fibreux, mi-cartilagineux, renferme des cellules de Salamandre.

X. 8. Greffe d'une patte antérieure effectuée le 27 mai. Evolution normale; amputation au bout de 20 jours, le 16 juin. Cicatrisation un peu lente, bien que le greffon soit très vascularisé, et achevée seulement le 20 juin. Aucune régénération jusqu'au 10 juillet (24 jours après l'amputation et 44 jours après l'implantation).

L'examen histologique du greffon montre une excellente conservation de ses tissus; le tissu musculaire, en particulier, a une structure parfaitement normale; les vaisseaux sont nombreux. Les pièces cartilagineuses de la base du carpe se sont accrues par assimilation de cellules conjonctives voisines. Le radius et le cubitus, dont les diaphyses s'ossifient, sont emprisonnés dans une gangue cartilagineuse de néoformation, passant insensiblement à des fibroblastes périphériques encore libres.

Pas de réaction spéciale du porte-greffe, l'insertion ayant eu lieu sur le flanc, loin de la colonne vertébrale.

X. 9. Greffe de patte postérieure, le 27 mai. Amputation le 16 juin. Aucune régénération jusqu'au 10 juillet (24 jours après l'amputation, 44 jours après l'implantation), date à laquelle la larve de Salamandre, atteinte d'amibiase, est trouvée morte. Pas d'examen histologique.

En résumé, dans cette série, comme dans la précédente, les pattes greffées ont conservé un excellent état de vitalité. Elles sont toujours richement vascularisées; les éléments musculaires sont presque toujours parfaitement conservés et ne présentent pas la régression tardive observée dans la série Z, ce qui est sans doute en rapport avec l'âge plus avancé du greffon et la différenciation plus avancée des éléments contractiles.

Le squelette est toujours bien conservé et généralement ossifié en partie; dans la plupart des cas on note, comme dans la série Z, la transformation, en cartilage de néoformation, des couches conjonctives adjacentes aux pièces squelettiques. Ici encore, on observe tous les passages entre le cartilage déjà formé, des zones intermédiaires où les fibroblastes sont enfermés dans une substance fondamentale encore peu colorable et la couche externe de fibroblastes encore libres.

Du côté du porte-greffe, on n'observe plus de déviation sensible des cartilages des vertèbres. ce qui est dû à ce que les larves choisies

étaient plus âgées; par contre, on voit, presque dans chaque cas, des traînées de cellules conjonctives se diriger de l'arc neural vers le greffon et se transformer en ponts cartilagineux (à cellules de Salamandre) allant buter contre les cartilages néoformés (à cellules de Crapaud) du greffon.

On observe toujours dans le greffon quelques cellules en caryocinèse, mais aucune trace, aucun début de régénération n'ont pu être relevés.

DEUXIÈME PARTIE

Greffe sur Salamandre d'ébauches de pattes postérieures et de queues de têtards de Crapaud.

Les expériences qui précèdent ayant toutes fourni des résultats négatifs, en ce qui concerne la régénération des membres transplantés, j'ai cherché à réaliser des opérations de contre-épreuve en greffant, dans les mêmes conditions, des parties qui soient naturellement capables d'être régénérées. Si, sur le terrain étranger constitué par le porte-greffe, ces transplants continuent à manifester leur pouvoir régénérateur, ce serait, semble-t-il, la preuve que l'absence de régénération des pattes greffées n'était pas due aux conditions particulières de l'hétérogreffe.

Dans une première série, j'ai transplanté, sur des larves de Salamandre, de toutes jeunes ébauches de pattes postérieures de *Bufo*, avec une partie du territoire pelvien basal. Ces transplantations sont délicates et je n'ai pu en réussir que trois. Par contre, elles ont fourni des résultats très intéressants, en ce sens que les ébauches se sont développées, ont atteint plus de 3 fois leur longueur primitive et ont présenté une différenciation presque normale de leurs tissus. Ce phénomène m'a paru si remarquable que j'ai été conduit à le suivre le plus longtemps possible et que je ne me suis décidé à amputer ces transplants, qu'à une époque trop tardive, correspondant au moment où leur pouvoir de régénération était certainement déjà perdu. Il en résulte que ces essais apportent d'intéressants renseignements sur la vitalité des tissus greffés, mais non sur leur capacité primitive de régénération.

Dans une deuxième série j'ai transplanté sur Salamandre des queues entières de têtards de Crapaud. Ces organes qui ont conservé une vitalité et une motilité tout à fait remarquables, ont été amputés et ont manifesté très nettement, dans les conditions de l'hétérogreffe, leur aptitude à être régénérés.

3me Série. *Transplantation d'ébauches de pattes postérieures.*

Les organes ont été greffés, alors qu'ils ne formaient qu'une petite saillie, un peu aplatie; avec eux, j'ai transporté une partie du territoire pelvien basal.

Y. 14. Greffe effectuée le 2 mai. Le 4 mai, la greffe est dessinée à la chambre claire (fig. XIV, 1); dans les jours suivants le greffon subit un accroissement notable; au bout de 17 jours, le 19 mai, le

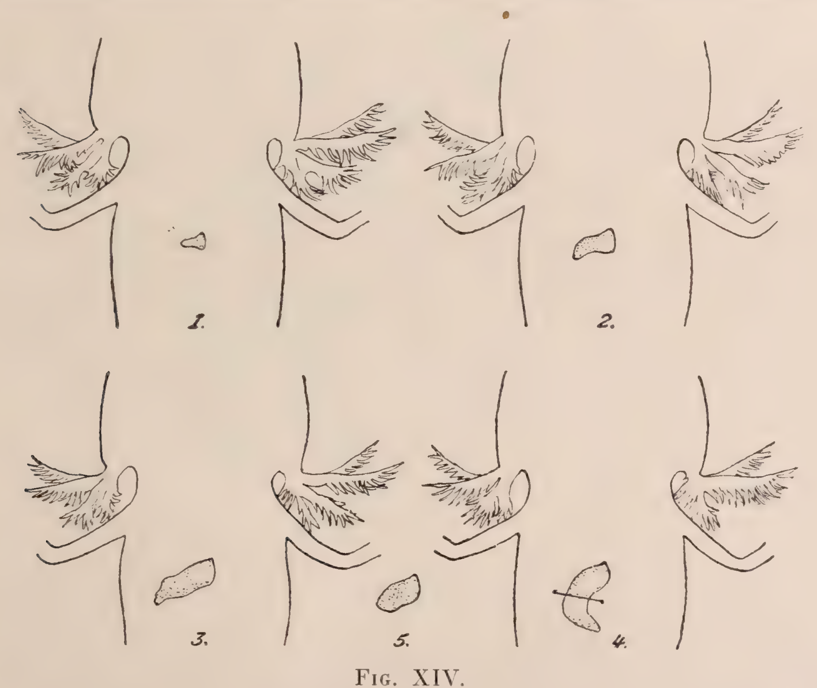


Fig. XIV.

Dessins, au même grossissement et à la chambre claire, représentant les étapes de la greffe Y 14: *1*, après deux jours d'implantation; *2*, après 17 jours; *3*, après 29 jours; *4*, au moment de l'amputation; *5*, dix jours après l'amputation.

pied commence à être indiqué (fig. XIV, 2), tandis que le bourgeon s'est fortement accru et présente un léger gonflement de sa base. Le 31 mai (29 jours), on note sur le dessin (fig. XIV, 3) le début de l'individualisation des doigts, mais, à partir de ce moment, la forme extérieure devient anormale, le greffon se courbe et l'on observe, à son intérieur, deux petites taches rouges, correspondant à des ruptures vasculaires.

Le 16 juin (fig. XIV, 4), 45 jours après l'implantation, l'amputation est faite dans le zeugopode. Le moignon se cicatrise rapidement et persiste, sans aucune régénération, jusqu'au 26 juin (fig. XIV, 5), date à laquelle la pièce est fixée.

Je décrirai d'abord l'état du fragment distal enlevé par l'amputation (fig. XV). Il renferme les extrémités épiphysaires du tibia et du

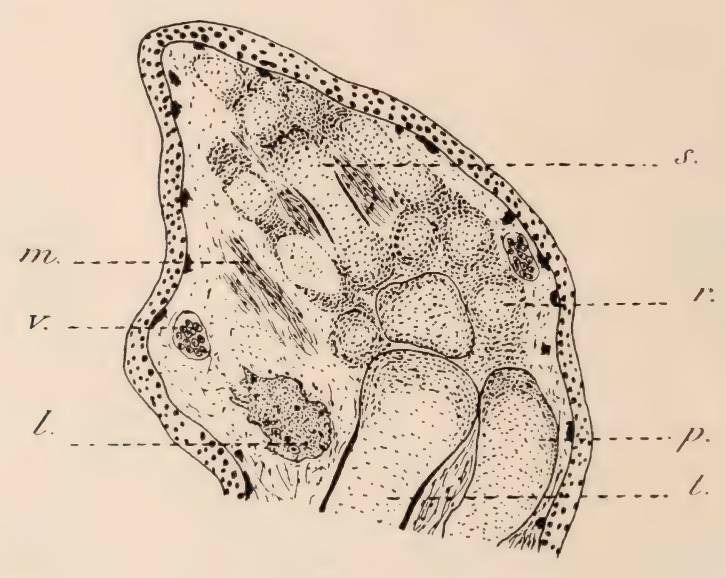


Fig. XV.

Coupe à travers le fragment amputé du greffon Y 14 : *t*, tibia ; *p*, péroné ; *r*, tarse ; *s*, métatarse ; *m*, muscles ; *v*, vaisseau sanguin ; *l*, lac sanguin (× 70).

péroné ; les cartilages du tarse, du métatarse et des orteils se sont bien différenciés. Toutefois, la patte est partiellement ectrodactyle, la superposition des coupes ne montrant la présence que de quatre doigts ; ceux-ci, d'ailleurs, ne sont pas entièrement individualisés, mais se trouvent enfouis dans la masse commune des parties molles.

L'existence de faisceaux de myoblastes normalement disposés, celle de caryocinèses nombreuses, montrent qu'après 45 jours d'implantation, le greffon est non seulement bien vivant, mais en état de croissance et de différenciation. On rencontre aussi la section de vaisseaux sanguins et, dans une zone correspondant à l'une des taches rouges, déjà visibles par transparence sur la patte entière, un amas fibrineux, renfermant des globules sanguins désorganisés; il s'agit d'un épanchement en voie de résorption, provenant sans doute d'une rupture vasculaire.

Si l'on se représente ce qu'était l'organisation de la minuscule ébauche de patte au moment de sa transplantation, il est hors de doute que le greffon a présenté un grand accroissement et une différenciation considérable de toutes ses parties. Rien ne peut mieux montrer combien les conditions du milieu intérieur de la Salamandre se trouvent être adéquates à une survie prolongée des tissus du Crapaud.

L'examen de la partie du greffon, laissée en place après amputation (fig. XVI), permet d'y retrouver les portions diaphysaires, déjà en partie ossifiées, du tibia et du péroné; leurs épiphyses proximales se sont accrues, par assimilation de cellules adjacentes. On rencontre également des faisceaux de myoblastes en train de se transformer en fibres plurinucléées.

Du côté du porte-greffe, on note l'existence d'une longue traînée de cellules, partant de la région des neurapophyses et qui est venue écarter l'une de l'autre les deux ébauches du tibia et du péroné, pénétrant en coin à l'intérieur du greffon. Cette masse cellulaire a subi une chondrification secondaire; on retrouve, en effet, à sa périphérie, tous les passages entre le vrai cartilage et les couches de fibroblastes encore libres. Il n'y a aucun doute que ces derniers, ainsi que ceux qui sont déjà transformés en chondroblastes, sont des cellules de Salamandre.

Y. 15 et *Y*. 16. Greffes d'ébauches de pattes postérieures le 2 mai. Les transplants présentent un léger gonflement à leur base et s'accroissent considérablement. L'un présente une fugace indication des doigts, mais tous deux évoluent en prenant finalement une forme irrégulière. Les greffons sont amputés le 16 juin, 45 jours après l'implantation. Les moignons sont cicatrisés le lendemain et persistent, sans présenter aucune régénération, jusqu'au 3 et au

5 juillet (17 et 19 jours après l'amputation, 63 et 68 jours après la greffe), dates auxquelles les larves de Salamandre meurent accidentellement de dessication. Pas d'examen histologique.



Fig. XVI.

Coupe à travers la greffe Y 14; on voit la traînée cartilagineuse (partie de l'arc neural du porte-greffe et qui est venue s'enfoncer en coin entre les pièces du zeugopode du greffon (× 56).

4me Série. *Greffe de queues de têtards de Crapaud.*

Cette série a été entreprise, en 1926, dans le but de remédier à l'insuffisance des résultats obtenus l'année précédente, avec les greffes d'ébauches de pattes (série Y). Je désirais avoir la preuve

que des organes de Crapaud, aptes à la régénération, conservent cette propriété dans les conditions de l'hétérogreffe.

Les queues de têtards ont été greffées entières, avec un peu des tissus de la région pelvienne. Dans la plupart des cas, la reprise n'a pas eu lieu; dans d'autres, la soudure ne s'est faite qu'en un point et la greffe, mal nourrie, n'a pas tardé à tomber en liquéfaction. Je n'ai pu conserver que quatre greffes, mais en excellent état. Comme dans le cas des pattes, la bonne implantation se traduit par le gonflement de la base sous l'influence de la pénétration des liquides du porte-greffe. Dès le lendemain de la transplantation, la queue commence à montrer quelques mouvements propres qui, les jours suivants, s'amplifient si bien que le greffon finit par battre l'eau exactement comme le ferait une queue de têtard en place. Ces mouvements sont d'ailleurs tout à fait indépendants de ceux de la Salamandre.

S. 1. Greffe effectuée le 25 janvier 1926 (Pl. 1, fig. 1). Du 26 au 30, la queue remue et la base commence à se gonfler. Le 31 janvier (6 jours après l'implantation), la queue, toujours bien mobile, est amputée. Le lendemain (fig. XVII, E), la plaie est cicatrisée; la base est encore gonflée, les mouvements sont amples et fréquents. Dès le

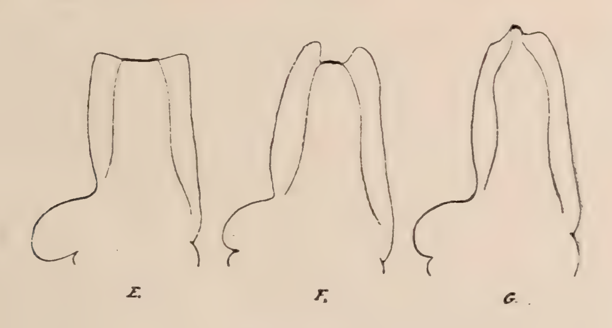


Fig. XVII.

Contours, dessinés au même grossissement et à la chambre claire, de la queue greffée S 1 : *E*, le lendemain de l'amputation; *F*, quatre jours plus tard; *G*, au bout de 14 jours.

4 février, on note un accroissement des nageoires qui débordent la région axiale demeurée stationnaire; cette déformation est encore plus accentuée le lendemain (fig. XVII F); l'épithélium de la partie

axiale présente des indices de croissance représentés par des saillies dentelées au niveau de la cicatrice épaissie et fortement pigmentée. Le 9 février, la région axiale s'est accrue à son tour, si bien que l'échancrure existant entre les deux nageoires est maintenant comblée (Pl. 1, fig. 1). Du 11 au 15, il s'est constitué un régénérat de forme à peu près normale, dont la partie axiale s'est encore accrue et dépasse le niveau atteint précédemment par les nageoires (fig. XVII G). Pendant tout ce temps, la queue a conservé sa mobilité caractéristique, indice de sa bonne vitalité. Le 17 février, elle est amputée à un niveau plus proximal. Le moignon continue à présenter des mouvements et devient le point de départ d'une nouvelle régénération qui débute vers le 24 février (après 25 jours de greffe). Peu après, la base du greffon est progressivement enfouie sous l'épithélium de Salamandre, la croissance du régénérat se ralentit; la pièce est prélevée et fixée le 16 mars.

S. 6. Greffe effectuée le 26 janvier (Pl. 1, fig. 2). La base se gonfle et la queue, bien mobile, est amputée le 31. La cicatrisation est faite en 24 heures (fig. XVIII H). Le 4 février, on note l'élongation d'une

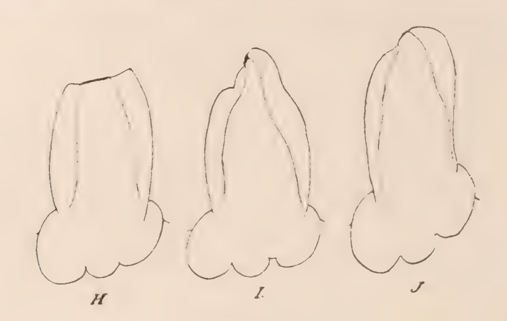


FIG. XVIII.

Contours, dessinés au même grossissement et à la chambre claire, de la queue greffée S 6 : *H*, le lendemain de l'amputation ; *I*, au bout de 10 jours ; *J*, au bout de 14 jours.

seule des deux nageoires. L'axe présente un petit nodule terminal, renflé, correspondant à un début d'accroissement. La régénération de l'axe et de l'une des nageoires se poursuit, l'autre nageoire restant à peu près stationnaire et indiquant ainsi le niveau de l'amputation (Pl. 1, fig. 2 et fig. XVIII, I). A partir du 13 février, cette irrégularité de croissance tend à disparaître; dans la suite, la forme

se régularise, l'axe faisant une saillie appréciable entre les deux nageoires (fig. XVIII J). La greffe est prélevée et fixée le 18 février (23 jours après l'amputation). Pendant toute la durée de l'observation, la greffe n'a pas cessé de présenter des mouvements actifs.

S. 10. Greffe effectuée le 31 janvier (Pl. 1, fig. 3). La queue, qui n'a présenté au début que de faibles mouvements, se gonfle à la base et devient plus mobile à partir du 5 février. Le lendemain, elle est amputée, assez près de la base. Le 7 février (fig. XIX A), la plaie

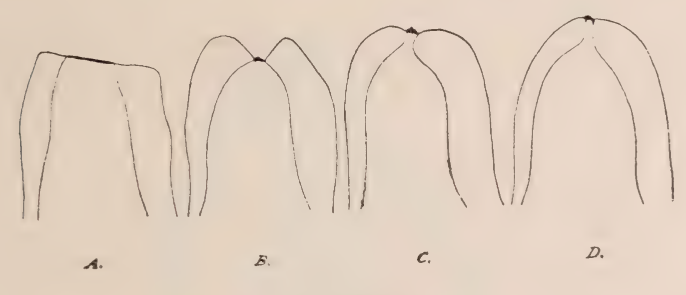


Fig. XIX.

Contours, dessinés au même grossissement et à la chambre claire, de la queue greffée S 10: *A*, le lendemain de l'amputation; *B*, 4 jours plus tard: *C*, après 7 jours; *D*, après 8 jours.

rectiligne est cicatrisée. Quatre jours plus tard (fig. XIX B), les nageoires présentent un phénomène d'accroissement et débordent à droite et à gauche la région axiale où ne se voient que quelques dentelures épidermiques. Puis la portion axiale commence à s'accroître à son tour (fig. XIX C), atteignant le niveau des nageoires le 15 février (fig. XIX D). Pendant tout ce temps, la queue est bien mobile (Pl. 1, fig. 3). La partie axiale continue à s'accroître, dépasse le niveau des nageoires et la forme se régularise. La queue est prélevée et fixée le 18 février, 12 jours après l'amputation.

S. 16. Queue greffée le 31 janvier. Les mouvements d'abord très faibles et rares, deviennent plus intenses vers le 4 février. L'amputation est faite le 5. On note un début de régénération, commençant, comme précédemment, par les nageoires, que la partie axiale rattrape ensuite. La base, que la peau de Salamandre

tendait à recouvrir, est bientôt complètement enfouie et le greffon présente, à partir de ce moment, une régression rapide.

Dans 8 autres cas, la greffe avait bien repris et était mobile, mais, après l'amputation, la plaie ne s'est pas cicatrisée, ce qui a été suivi d'une fonte rapide du greffon, sans que l'on ait pu noter aucun phénomène de régénération.

L'étude histologique des greffons de queue en régénération a donné des résultats si semblables dans les trois cas examinés, que je n'en donnerai qu'une description d'ensemble. La fig. 20 se rapporte à S. 10 (greffon prélevé 12 jours après l'amputation, 18 jours après l'implantation).



Fig. XX.

Coupe sagittale à travers la partie régénérée de la queue greffée S 10 (× 126).

Sur les coupes sagittales et bien orientées, on reconnait les organes axiaux, chorde, tube neural, et, sur les côtés, le lophioderme des nageoires dorsale et ventrale. La musculature ne s'observe que sur les coupes plus latérales, où elle se présente avec l'aspect normal de muscles métamérisés et en parfait état. La brusque dépression

des nageoires indique approximativement le niveau de section; toutefois il faut tenir compte du fait que les nageoires ont présenté dès le début un phénomène de gonflement; en réalité, le véritable point de départ de la régénération est indiqué par un étranglement de la chorde, bien visible sur la figure, du côté ventral. La prolifération de la chorde se fait, ainsi que l'a décrit A. NAVILLE (1924), à partir des cellules périphériques. Il se forme ainsi un massif cellulaire conique, dont les éléments les plus basaux commencent à présenter la vacuolisation caractéristique. Le tube nerveux s'est accru parallèlement à la chorde.

Il n'est pas douteux que la queue, transplantée et amputée, a été l'objet de processus régénératifs indiscutables. Sans doute, les têtards témoins montrent, au bout de 12 jours, des régénérats

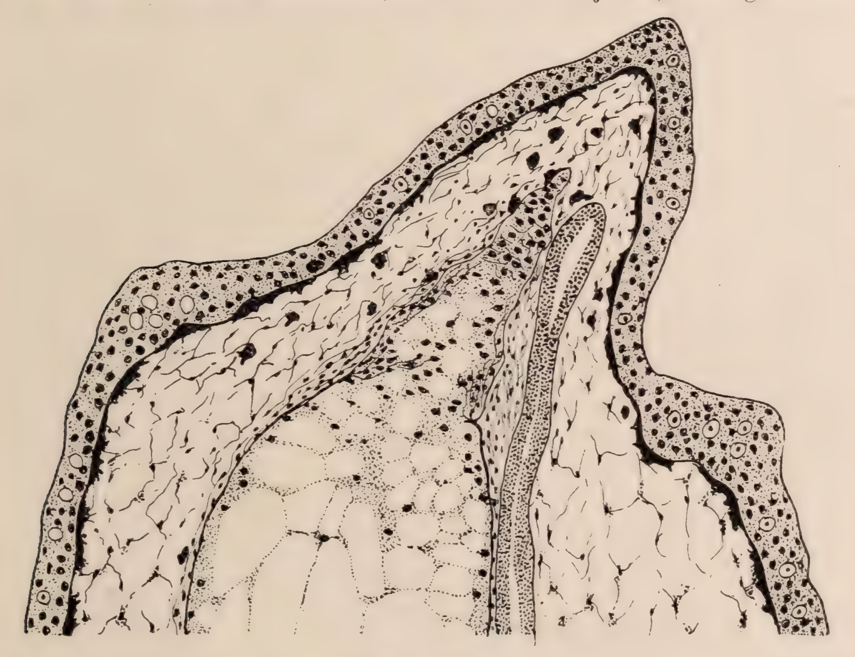


FIG. XXI.

Coupe sagittale à travers le régénérat, un peu anormal, de la queue d'un têtard témoin (× 126).

un peu plus grands, dont la portion axiale est recouverte par une coiffe lophiodermique plus allongée. Cependant, dans quelques cas, la régénération de la queue des têtards aboutit à des aspects absolument comparables à ceux des greffons, ainsi que le montre la fig. 21, qui a trait à un têtard amputé le 5 mars et dont la queue

a été fixée au bout de 12 jours, le 17 mars. Mieux que toute description, la comparaison des figures fait ressortir l'identité des processus.

Discussion des résultats.

I. *Résumé.* Les résultats des séries I et II montrent que 15 pattes de *Bufo vulgaris*, prises à l'époque où elles ne régénèrent plus normalement, ont continué à ne présenter aucune régénération, bien qu'elles aient été transplantées sur des larves de *Salamandra maculosa* dont le milieu intérieur est indiscutablement favorable aux processus régénératifs. Les pattes greffées appartenaient, soit à de jeunes Crapauds déjà métamorphosés, soit à des têtards âgés, dont les pattes postérieures avaient atteint la période critique (individualisation des doigts) à laquelle cesse leur aptitude à la régénération. Il s'agit donc, dans tous les cas, de pattes ayant perdu, ou venant de perdre leur pouvoir régénérateur; c'est ce que vérifie le fait qu'aucun des têtards ayant fourni ces greffes n'a régénéré les membres amputés. Ces pattes n'ont nullement été influencées par le milieu intérieur de la Salamandre, dans le sens d'un retour à la capacité régénérative.

II. *Conditions réalisées par l'hétérogreffe.* Ces résultats étant établis, il convient de se demander si l'expérience comporte des conclusions légitimes, si, en particulier, les conditions de milieu intérieur de la Salamandre, indiscutablement favorables à la régénération des pattes de cet organisme, sont assez voisines de celles de l'Anoure pour que les tissus de celui-ci puissent vivre et éventuellement régénérer. Il y a, à ce sujet, deux points de vue à considérer: d'une part la possibilité de la présence dans le sang de substances spécifiques, permettant la régénération; d'autre part, la question de savoir s'il n'y a pas incompatibilité entre les tissus du Crapaud et le milieu intérieur de la Salamandre.

Si l'on suppose, comme je l'ai fait précédemment, que la régénération dépend du passage dans le sang de certains produits de glandes endocrines, il semble que les hormones, circulant dans le sang de la Salamandre, doivent pouvoir aussi exercer leur action sur les tissus du Crapaud. Les recherches faites dans ce domaine,

principalement sur l'action de la glande thyroïde, ont, en effet, montré que des glandes appartenant à des animaux très éloignés des Batraciens, tels que les Mammifères, agissent sur les têtards dans le même sens que leurs propres organes glandulaires. Il est à peu près certain que les produits déversés dans le milieu intérieur de la Salamandre doivent être très voisins de ceux que produirait un jeune têtard de Crapaud; si la régénération ne dépendait que de questions d'ordre hormonique, la transplantation pourrait alors suffire à la faire réapparaître.

Par contre, il est si bien connu que les hétérogreffes ne fournissent, dans les cas les plus favorables, qu'une survie de courte durée, que l'on peut se demander si l'expérience n'est pas viciée dans dans son principe et si les greffons ne se sont pas trouvés dans des conditions absolument incompatibles avec la manifestation d'un phénomène aussi complexe que la régénération. Cependant, il ne semble pas impossible, que, dans quelques cas exceptionnels, l'hétérogreffe puisse être suivie d'une réussite durable. Dans mon laboratoire, Mme Welti a constaté non seulement la survie, mais le développement tardif, après une phase d'involution, de greffes de testicules effectuées entre *Bufo vulgaris* et *Bufo viridis*. Il semble bien que dans le cas d'organes de *Bufo vulgaris*, transplantés sur *Salamandra maculosa*, le porte-greffe manifeste vis à vis du greffon une tolérance très suffisante pour que celui-ci puisse manifester, au moins pendant un certain temps, ses aptitudes à la croissance, à la différenciation et éventuellement à la régénération. C'est ce qui me paraît résulter des faits suivants.

1°) Les tissus des pattes de Crapaud examinés au moment où le greffon est amputé (17 à 37 jours après l'implantation) se montrent, en général, en excellent état de conservation (fig. VI). Même constatation pour le moignon resté en place qui est fixé après 23 à 63 jours de vie dans les conditions de l'hétérogreffe. Sans doute, dans les greffes de pattes jeunes, on note que les éléments musculaires en voie de différenciation ont en grande partie disparu, mais, dans les greffes plus âgées (série X), les fibres musculaires déjà formées sont toujours bien conservées. Il ne semble pas d'ailleurs que la dégénérescence des éléments contractiles soit de nature à inhiber les processus de régénération, au moins à leur début. Dans le cas de la patte, en effet, le phénomène primaire

essentiel est la constitution, sous la surface de section cicatrisée, d'un blastème cellulaire, dont les cellules se divisent activement et qui se différenciera progressivement en donnant un squelette de nouvelle formation (V. Bischler, 1926). Les muscles n'interviennent que beaucoup plus tard, donnant naissance à des myoblastes qui s'orientent au fur et à mesure de la différenciation des pièces squelettiques. Même en l'absence complète de muscles, ce blastème, formé d'éléments conjonctifs, aurait pu être constitué et manifester, par sa présence, au moins une tentative de régénération. Or, jamais l'examen histologique des greffons n'a rien montré de semblable; les pièces squelettiques coupées carrément — à moins qu'elles n'aient été englobées par un cartilage de néoformation—se trouvent immédiatement sous l'épiderme, ou séparées de ce dernier par un tissu lophiodermique banal. Cependant l'état des cellules conjonctives, cartagineuses et épidermiques, la présence de caryocinèses assez nombreuses, montrent que les éléments ont conservé leur vitalité. C'est ce qui résulte aussi du fait, souvent noté, que les greffons de pattes ont pu s'accroître légèrement et accentuer quelque peu la différenciation de leur forme extérieure.

2° Ces derniers phénomènes sont encore beaucoup plus nets dans le cas des transplantations d'ébauches de pattes postérieures (série Y). En quelques jours, ces parties se sont accrues jusqu'à atteindre près de 10 fois leur volume primitif (fig. XIV) ; en même temps, elles se sont différenciées avec formation des ébauches squelettiques du zeugopode, du tarse, du métatarse et des doigts (fig. XV). Des files de myoblastes sont venues se disposer le long de ces pièces squelettiques et s'y transformer en fibres musculaires. La forme extérieure de la patte est anormale, les doigts restent empâtés dans la masse commune des parties molles, le développement a été un peu ralenti. Il n'en reste pas moins que les tissus de Crapaud ont pu vivre, s'accroître et se différencier en empruntant leur nourriture au milieu interne de la Salamandre.

3° Enfin, les résultats fournis par les queues greffées et amputées montrent que rien dans le milieu intérieur du porte-greffe n'est de nature à inhiber ces phénomènes régénératifs, lorsque le greffon porte en lui les potentialités nécessaires.

Il semble donc bien que devant cet ensemble de constatations,

on ne puisse prétendre que si les pattes transplantées n'ont pas été régénérées, c'est que la greffe sur Salamandre réalisait des conditions défavorables à la régénération. Ces expériences paraissent plutôt conduire à cette notion que ce n'est pas un changement spécifique du milieu intérieur du têtard qui fait disparaître, à un moment donné, la capacité de régénération de ces pattes. Un terrain favorable à l'établissement des processus régénératifs ne suffit pas, en effet, à faire réapparaître l'aptitude perdue.

Il reste toutefois une objection sur la valeur de laquelle il est difficile de se prononcer. Les expériences de O. Schotté (1925) ont définitivement établi que la régénération des pattes ne se fait plus, chez les Tritons adultes, lorsqu'on en a supprimé l'innervation globale. Cette relation entre la régénération et l'innervation existe déjà — contrairement à ce que l'on pensait — chez les jeunes larves de Salamandre et de Triton. Nous ne savons pas s'il en est déjà ainsi chez les têtards d'Anoures, au moment où la patte en voie de différenciation a encore la capacité d'être régénérée ; il est plus probable que, dans les stades très jeunes, cette relation de dépendance vis-à-vis du système nerveux n'est pas encore établie. Quoi qu'il en soit, on peut se demander si le greffon reçoit du porte-greffe une innervation adéquate. Sans doute, en même temps que les connexions vasculaires, des relations nerveuses s'établissent avec le porte-greffe et c'est ce qui fait que des tronçons de pattes de Salamandre, greffées sur le dos d'un organisme de même espèce, peuvent manifester, au bout de quelques jours, leur pouvoir régénérateur (Guyénot et P. de Giorgi, 1923 ; P. de Giorgi, 1924). Mais s'il pénètre dans la patte de Crapaud greffée des nerfs de Salamandre, ceux-ci sont-ils capables d'innerver efficacement les cellules du greffon ?

Mes expériences ne permettent pas de répondre à cette question, car les seuls cas où les organes de Crapaud, transplantés sur Salamandre, ont pu régénérer concernent des greffes de queues qui ont en elles leur système nerveux propre, ainsi que le montre déjà leur motilité tout à fait caractéristique et indépendante de celle du porte-greffe. Je ne crois pas cependant que cette objection, tirée de la nécessité possible d'une innervation adéquate, soit susceptible d'annuler toutes les conclusions précédentes. Généralement, après la suppression du système nerveux, les pattes qui ne doivent pas régénérer montrent cependant, sous la peau cicatricielle, la for-

mation d'un petit blastème transitoire, indice d'un début de régénération qui avorte. Dans le cas du têtard de Crapaud, où il n'est même pas certain que ce système nerveux soit indispensable, je n'ai jamais rien observé qui ressemblât à la formation de ce blastème rudimentaire.

IV. *Changements de structure par induction.* Au cours de l'évolution des greffons, j'ai constaté à plusieurs reprises deux ordres de faits intéressants. D'une part, la présence du greffon exerce sur les parties conjonctives du porte-greffe une sorte d'action attractive. Il y a ainsi migration d'éléments, venant surtout des parties fibreuses de la colonne vertébrale, qui pénètrent dans le greffon et y subissent une évolution particulière. Cette action attractive se manifeste également sur les ébauches squelettiques en voie de différenciation du porte-greffe, telles que les neurapophyses, qui s'orientent alors dans la direction du transplant.

D'autre part, les tissus conjonctifs du greffon lui-même subissent, au contact de ses parties squelettiques, une chondrification progressive, si bien que les cartilages initiaux, tout en subissant un début d'ossification, se trouvent englobés à l'intérieur d'une masse cartilagineuse périphérique. Cette transformation n'est pas spéciale aux cellules du greffon. Lorsque les cellules migratrices du porte-greffe arrivent au contact de ces cartilages de néoformation, elles se trouvent à leur tour emprisonnées dans une substance fondamentale en voie de chondrification et prennent peu à peu le caractère de cellules cartilagineuses de Salamandre. Tout se passe comme si les tissus conjonctifs subissaient une sorte de contamination, ou plutôt comme si quelque substance, diffusant à partir des pièces squelettiques primitives, entraînait la chondrification, de proche en proche, des parties adjacentes.

L'étude de ce processus montre des particularités qui me paraissent en harmonie avec les idées de J. Nageotte (1916-17) sur la formation des substances conjonctives. On trouve, en effet, tous les passages entre le cartilage vrai, des cellules ayant encore le caractère de fibroblastes, emprisonnées dans une substance incomplètement « métamorphisée » et des couches périphériques de fibroblastes encore libres. Le mode d'extension progressive de ces transformations donne bien l'impression que ce sont les substances mortes, constituant la substance fondamentale qui présentent de

proche en proche un changement d'état, et que les cellules emprisonnées ne font que subir la différenciation structurale qui leur est ainsi imposée.

Cette sorte d'évolution des tissus conjonctifs, induite par la présence d'un cartilage préexistant, se retrouve d'ailleurs, au cours de la régénération normale, et constitue le processus essentiel qui aboutit au complétement des pièces squelettiques intéressées par la section et restées dans le moignon. Ici aussi, on voit la surface des cartilages tapissée par des couches de fibroblastes qui peu à peu se trouvent emprisonnés dans une substance fondamentale en voie de transformation et qui n'acquièrent que secondairement la structure de véritables chondroblastes. Au cours de la différenciation des régénérats eux-mêmes, la présence des tissus de base exerce, ainsi que je l'ai montré avec DE GIORGI (1923), une influence déterminante sur leur évolution. Cette action est d'autant plus remarquable que les régénérats isolés se montrent capables de croissance, mais non d'autodifférenciation (DE GIORGI, 1924). On peut se demander si cette action mystérieuse des anciens tissus déjà organisés ne dépend pas, pour une part, de transformations analogues effectuées par induction, procédant de proche en proche, et portant surtout sur les parties non vivantes qui constituent la trame intime des tissus.

V. *Régénération et territoires organiques.* Si l'on néglige l'objection basée sur une insuffisance possible d'innervation des greffons — objection qui est cependant de nature à ne permettre de donner aux conclusions que j'ai formulées qu'un caractère provisoire — les faits observés sont en faveur de cette idée que la perte du pouvoir régénérateur ne dépend pas d'une modification globale de l'organisme, mais est une expression d'un changement local intervenu dans les parties elles-mêmes.

Cette conclusion est en accord avec les observations de NAVILLE qui a montré que si les Grenouilles adultes ne sont plus susceptibles de régénération, cela n'est pas dû à une modification spécifique de leur milieu intérieur, puisque les organes larvaires greffés sur elles peuvent encore y manifester leur capacité régénérative. Cette façon de voir est encore confirmée par cette observation sur laquelle j'ai précédemment insisté, que, chez le têtard, les pattes ont déjà perdu leur aptitude à régénérer, alors que la queue la manifeste encore.

Le fait que la disparition de la capacité de régénération n'est pas simultanée dans tout l'organisme, montre bien qu'il s'agit là de modifications d'ordre local.

Cette interprétation me paraît surtout intéressante parce qu'elle se rattache à une série de faits que j'ai observés et qui montrent que si l'organisme présente une indiscutable unité physiologique résultant des interactions entre ses parties constitutives, il n'en est pas moins, à une autre échelle, une *mosaïque de territoires* ayant des capacités de réaction, de morphogenèse et de régénération propres, territoires qui sont vraisemblablement l'aboutissement chez l'adulte des localisations germinales reconnaissables dès le début du développement embryonnaire et même dans le cytoplasme de l'œuf. En ce sens, le « territoire patte » est, dans son évolution, différent du « territoire queue » et il n'est pas étonnant que la perte du pouvoir régénérateur, correspondant à une modification encore inconnue, puisse se produire dans le premier alors que le second conserve, pendant ce temps, ses potentialités régénératives.

Cette notion de territoires, qui me paraît devoir jouer en biologie un rôle important, repose sur des constatations solides. Plusieurs expériences, effectuées dans mon laboratoire, ont permis de délimiter certains d'entre eux. O. SCHOTTÉ (1926 *b*) a montré que si l'on extirpe entièrement le territoire de la queue chez des Tritons adultes ou des larves d'Urodèles, cet organe n'est plus régénéré; il suffit, au contraire, de laisser une petite partie de cette région pour que l'organe puisse être reconstitué. J'ai de même montré avec M. VALLETTE (1925-26) que la régénération du museau chez les Tritons et les larves de Salamandre ne se produit que si l'on a laissé en place une partie du territoire correspondant. *A la lumière de ces faits, la régénération, chez les Batraciens, apparaît moins comme une propriété globale de l'organisme que comme une caractéristique de tel ou tel territoire de l'individu.*

L'existence de ces territoires ressort encore des expériences que j'ai faites avec O. SCHOTTÉ (1926), relatives à l'action d'excitation à la croissance, exercée par les nerfs sur les tissus. Reprenant les expériences de LOCATELLI (1925), nous avons constaté que si l'on dévie le nerf brachial ou le nerf sciatique de son trajet normal, en le faisant aboutir à la peau dans la région de l'épaule ou du bassin, il provoque la croissance, en cet endroit, d'une patte hétérotopique. Mais ce résultat n'est obtenu que si le nerf ne sort pas, en ce qui

concerne son point d'aboutissement, du territoire basal du membre, dont nous sommes en train de délimiter la configuration exacte. Si, au contraire, le nerf sort de ce territoire, de manière à aboutir sur le flanc, il ne provoque aucune croissance. Nous avons, d'autre part, réussi à faire entrer le nerf brachial dans la zone de la crête dorsale et le nerf sciatique dans le territoire de la queue. Chacun de ces territoires répond alors à l'action excitatrice du nerf suivant ses propres potentialités, en formant une portion de crête surélevée ou une petite queue supplémentaire.

Ces résultats sont encore confirmés par une autre méthode; avec K. Ponse (expériences non publiées), au lieu de faire aboutir le nerf dans un territoire étranger, nous avons extirpé la plus grande partie du territoire de la patte, à l'exception du nerf brachial et transplanté à la place une portion des tissus dorsaux de la queue, en faisant pénétrer le nerf brachial dans le territoire transplanté. Ce dernier a répondu à l'excitation à la croissance par la formation, à la place de la patte, d'un organe aplati, ayant les caractères, la structure et la pigmentation caractéristique de la ligne médio-dorsale de la queue.

Dans un autre ordre d'idées, K. Ponse (1926) a récemment montré que la production des excroissances digitales chez les Crapauds mâles correspond à une réaction spécifique de certains territoires cutanés vis-à-vis des hormones testiculaires. Si l'on transplante un morceau de la peau des doigts portant des excroissances sur la patte postérieure, le transplant conserve sa structure caractéristique dans sa nouvelle localisation. Inversement, un fragment de peau du pied, transplanté à la place du précédent, garde son aspect primitif sans acquérir aucune excroissance.

Cette notion de territoires d'organisation me paraît de nature à permettre de mieux comprendre la réalisation de la morphologie des organismes, en fonction des données apportées par la génétique. Un organisme tient de ses parents une somme de facteurs héréditaires, qui, en agissant sur le fonctionnement des cellules, conditionnent, d'une façon médiate, la réalisation de certains caractères, tels que la couleur ou la forme des poils, la couleur des yeux, l'aptitude du cerveau à tel ou tel travail, la fécondité, etc. Or, par le jeu des divisions cellulaires équationnelles, chaque lignée cellulaire doit recevoir (au moins en général) le même patrimoine héréditaire, si bien que les cellules qui vont former le foie, le pancréas ou les yeux,

renferment toutes les mêmes facteurs. Or, les facteurs en relation avec la forme ou la couleur des yeux n'interviennent d'une façon apparente que dans les cellules qui édifient cet organe, c'est-à-dire ne trouvent les conditions de réalisation des particularités qu'ils conditionnent que dans certaines lignées cellulaires, dans certains territoires. Si ces territoires correspondent, ce qui est très probable, à une ségrégation et à une différenciation progressives des territoires primitifs de l'œuf (les localisations germinales), il faut rechercher l'origine de leurs différences dans la nature même du cytoplasme de leurs éléments. En ce qui concerne la compréhension de la morphogenèse, l'existence de ces territoires spécifiques représente un chaînon de plus dans la série des processus qui relient le facteur génétique à la réalisation d'un organe ou d'une particularité.

La notion de territoire se retrouve encore dans d'autres domaines. Les recherches de Maud Slye (1916) sur le cancer spontané des souris ont montré que certaines lignées présentent des cancers du foie, d'autres des néoplasmes des ovaires, ou de l'estomac. Les lignées à cancer hépatique présentent, à côté de tumeurs malignes, de simples adénomes, mais qui sont aussi localisés dans le foie. On observe, chez l'homme, des différences raciales analogues dans la localisation des tumeurs les plus fréquentes. Il semble bien que l'on ait affaire moins à une « hérédité du cancer » qu'à une susceptibilité spéciale de tel ou tel organe, de tel ou tel territoire. Entre ces territoires existent vraisemblablement des relations d'interdépendance, d'inhibition réciproque qui limitent leur capacité de croissance théoriquement illimitée (culture de tissus); de ces actions réciproques résulte une corrélation d'ordre spécial, dont l'étude n'est pas même ébauchée, mais qui constituera probablement dans l'avenir un des chapitres les plus importants de la morphologie expérimentale et de la pathologie générale.

AUTEURS CITÉS

1926. Bischler, V. *L'influence du squelette dans la régénération et les potentialités des divers territoires du membre chez Triton cristatus.* Revue suisse Zoologie, vol. 33, pp. 431-560.

1926. Bischler, V. et Guyénot, E. *Les potentialités régénératives des divers segments du membre sont une expression de la masse du blastème squelettogène.* C. R. Soc. Biol., vol. 94, pp. 968-970.

1924. Giorgi, P. de. *Les potentialités des régénérats chez Salamandra maculosa. (Croissance et différenciation.)* Revue suisse Zoologie, vol. 31, pp. 1-51.

1923. Guyénot, E. et de Giorgi, P. *Les potentialités des régénérats: croissance et différenciation.* C. R. Soc. Biol., vol. 89, pp. 488-490.

1925. Guyénot, E. et Vallette, M. *Régénération du nez et de la mâchoire supérieure chez les Urodèles.* C. R. Soc. Biol., vol. 93, pp. 1276-1278.

1926. Guyénot, E. et Schotté, O. *Démonstration de l'existence de territoires de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux.* C. R. Soc. Biol., vol. 94, p. 1050-1052.

1926. Guyénot, E. *La perte du pouvoir régénérateur chez les Anoures, étudiée par la méthode des hétérogreffes.* C. R. Soc. Biol., vol. 94, pp. 437-439.

1925. Harrison, R. G. *The development of the balancer in Amblystoma, studied by the method of transplantation and in relation to the connective-tissue problem.* Jour. exp. Zool., vol. 41, pp. 349-420.

1925. Locatelli, P. *Formation de membres surnuméraires.* C. R. Assoc. anatomistes (20me réunion), pp. 1-4.

1916. Nageotte, J. *Les substances conjonctives sont des coagulums albuminoides du milieu intérieur.* C. R. Soc. Biol. ,vol. 79, pp. 833-839.

1917. — *Réviviscence des greffes conjonctives mortes.* C. R. Soc. Biol., vol. 80, pp. 889-894.

1924. Naville, A. *Recherches sur l'histogenèse et la régénération chez les Batraciens anoures (corde dorsale et téguments).* Arch. Biologie, vol. 34, pp. 235-344.

1924. — *Le milieu interne de l'adulte a-t-il une influence sur la régénération des tissus larvaires chez les Amphibiens anoures ?* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, vol. 41, pp. 17-20.

1923. Pawlowsky, E. N. *Hyperthyroidismus und Regeneration.* Arch. Entw-Mech., Bd. 99, pp. 620-627.

1926. Ponse, K. *Territoires cellulaires et caractères sexuels secondaires.* C. R. Soc. Biol., vol. 95, pp. 950-951.

1913. Romeis, B. *Der Einfluss verschiedenartigen Ernährung auf die Regeneration bei Kaulquappen (R. esculenta).* Arch. Entw-Mech., Bd. 37, pp. 183-214.

1914. — *Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung innersekretorischen Organe.* II. *Der Einfluss von Thyroidea und Thymusfütterung auf das Wachstum, Entwicklung und Regeneration von Anurenlarven.* Arch. Entw-Mech., Bd. 40, pp. 571-652.

1925. Schotté, O. *Système nerveux et régénération chez le Triton.* Revue suisse Zoologie, vol. 33, pp. 1-211.

1926*a*. — *Hypophysectomie et régénération chez les Batraciens urodèles.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, vol. 43, pp. 67-72.

1926*b*. — *La régénération de la queue d'Urodèles est liée à l'intégrité du territoire caudal.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat., vol. 43, pp. 126-128.

1916. Slye, Maud. *The Inheritance of spontaneous tumors of specific organs and of specific types in mice.* V^e^ *rep.* Jour. of Cancer Research, vol. 1, pp. 479-522.

1926. Vallette, Mlle M. *Mécanisme de la régénération du museau chez les Urodèles.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, vol. 43, pp. 28-32.

1911. Walter, F. K. *Schilddrüse und Regeneration.* Arch. Entw-Mech., Bd. 31, pp. 91-130.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 1

Fig. 1. — Photographie de la larve de Salamandre portant la greffe de queue S 1.

Fig. 2. — Photographie de la larve de Salamandre portant la greffe de queue S 6.

Fig. 3. — Photographie de la larve de Salamandre portant la greffe de queue S 10.

Fig. 4. — Photographie de la larve de Salamandre portant la greffe de patte Z 21.



E. Guyénot — Hétérogreffes

Vol. 34, n° 2. — Février 1927.

Chalcidiens parasites de la Cochenille du Pin

(Leucaspis pini Hart.)

par

Ch. FERRIÈRE, Dr. Sc.,

Berne.

Avec 5 figures dans le texte.

Bien que les Cochenilles du Pin, du genre *Leucaspis*, soient répandues dans toute l'Europe, leurs parasites n'ont été jusqu'ici que fort peu étudiés. M. R.-G. Mercet, à Madrid, est le seul en Europe, sauf erreur, qui ait porté son attention sur eux. Grâce à lui nous connaissons trois espèces parasites de *Leucaspis pinifoliae* en Espagne: *Prospaltella leucaspidis*, Merc., *Azotus pinifoliae* Merc., et *Anthemus leucaspidis* Merc. Une 4me espèce, la *Prospaltella aurantii* How. a été, de plus, obtenue en Italie par Berlese, du même *Leucaspis*. Nous avons retrouvé en Suisse la plupart de ces espèces, et pouvons en ajouter quelques autres encore.

C'est pendant une excursion entomologique avec M. Aug. Barbey, expert forestier, que nous avons observé près de Sierre, dans le Valais, sur une petite colline chaude et sèche du côté de Chippis, des jeunes Pins, *Pinus sylvestris*, dont les aiguilles du bout des branches étaient complètement envahies de Cochenilles blanches. Il s'agissait du *Leucaspis pini* Hart. (= *L. candida* Targ.) [1]. Plusieurs rameaux infestés furent placés, au retour, dans une boîte d'élevage,

[1] Je remercie M. P. Vayssière, de la Station entomologique de Paris, qui a bien voulu examiner et déterminer ces Cochenilles.

et le lendemain déjà, le 4 juin, de nombreux mâles de *Leucaspis* apparaissaient. Les éclosions de ces mâles continuèrent abondantes jusqu'au 10 juin, puis diminuèrent beaucoup et cessèrent vers le 20 juin.

Les premiers parasites apparurent le 6 juin, puis les éclosions se suivirent assez régulièrement (env. 6 à 10 parasites par jour) jusqu'au 15 juillet, soit pendant 40 jours. Après cette date elles cessèrent complètement, mais je fus fort surpris de voir des éclosions de parasites reprendre le 9 octobre et se continuer irrégulièrement jusqu'au 25 novembre.

Nous avons obtenu ainsi un total de 343 petits Chalcidiens, qui se répartissent par ordre d'abondance dans les 7 espèces suivantes:

Azotus pinifoliae Mercet,	128	exemplaires
Anthemus pini nov.sp.,	97	»
Prospaltella leucaspidis Mercet,	53	»
Prospaltella aurantii Howard,	33	»
Aphelinus mytilaspidis LeBaron	29	»
Tetrastichus brevicornis Nees	2	»
Centrobia walkeri Förster,	1	»

La plupart de ces espèces rentrent dans la sous-famille des *Aphelininae*, qui renferme les principaux ennemis des Cochenilles Diaspines; le genre *Anthemus* forme, comme nous le verrons, une sous-famille spéciale; quant aux deux derniers, un *Tetrastichinae* et un *Trichogramminae*, dont nous dirons aussi quelques mots, ils ne sont probablement pas parasites des *Leucaspis*.

* * *

I. Aphelininae.

1. *Aphelinus mytilaspidis* LeBaron.

Ce petit Chalcidien jaune, facile à reconnaître, est parasite de nombreuses espèces de Cochenilles de la tribu des Diaspines. Il est en train de devenir cosmopolite, grâce probablement aux transports de plantes, sur lesquelles se trouvent souvent des Cochenilles. Il a été obtenu, entre autres, aux Etats-Unis de l'*Aspidiotus perniciosus*, du *Chionaspis pinifoliae*, du *Lepidosaphes ulmi* et du *Diaspis*

cameli; au Japon de l'*Hemichionaspis aspidistrae;* à Ceylan du *Chionaspis permutans* et du *C. graminis;* en Angleterre du *Lepidosaphes ulmi;* en Italie des *Aspidiotus hederae* et *betulae;* en Espagne de l'*Aspidiotus hederae* et du *Diaspis rosae;* en Mésopotamie enfin de *Parlatoria blanchardi.* Nous en avons obtenu 29 individus qui ont commencé à apparaître le 6 juin, parmi les premiers parasites, et sont tous éclos dans le courant du mois de juin. Comme on peut le voir sur le croquis ci-joint, les *Aphelinus* sont bien caractérisés par la forme spéciale de leurs antennes et par la ligne oblique sans



Fig. 1

Aphelinus mytilaspidis Le Baron.

cils sur les ailes antérieures. Howard (1895), Masi (1911) et Mercet (1912) ont donné de bonnes descriptions et des dessins de cette espèce, dont la biologie a surtout été étudiée par Imms (1916).

2. *Azotus pinifoliae* Mercet.

Le genre *Azotus*, si caractéristique par la forme et la coloration des antennes et des ailes, a été établi par Howard, en 1898, d'après une espèce obtenue en France par Marchal. Depuis lors, ce genre fut retrouvé dans diverses parties du monde et on en connaît actuellement 17 espèces, parasites de Cochenilles Diaspines et d'Aleurodides, dont la moitié sont d'Australie.

Les quatre espèces connues en Europe n'ont été trouvées qu'en France et en Espagne. Ce sont *Azotus marchali* Howard 1896, parasite de *Diaspis ostreaeformis* en France, *A. pinifoliae* Mercet 1912, parasite de *Leucaspis pinifoliae* en Espagne, *A. pulcherrimus* Mercet 1922, qui serait éclos des œufs d'*Hysteropterum grylloides*

sur *Quercus ilex* (?), et *A. matritensis* Mercet 1923 trouvé sur un Olivier près de Madrid [1].

Notre espèce du Valais est identique à l'*Azotus pinifoliae*. Nous avons pu la comparer à un exemplaire espagnol qui nous a été envoyé par M. MERCET [2] et nous n'avons pu trouver aucune différence.



FIG. 2

Azotus pinifoliae Mercet,
et antenne du mâle.

rence. Nous en redonnons ici un dessin d'après nature. Cette espèce peut se distinguer des autres espèces européennes par le petit tableau suivant que nous reproduisons d'après MERCET.

1. Coloration du corps jaune; taille de moins d'un demi mm. Mâles seuls connus. *A. marchali* How.
–. Coloration du corps foncée, à reflets métalliques verdâtres et bleuâtres: taille de plus d'un ½ mm. 2
2. Dos du thorax ponctué, chagriné; éperon des tibias médians plus court que la moitié du métatarse. *A. pulcherrimus* Mercet.
–. Dos du thorax strié transversalement; éperon des tibias médians presqu'aussi long que le métatarse 3
3. Cils marginaux des ailes antérieures plus longs que la moitié de la largeur maximale des ailes; métatarse médian aussi long que l'article suivant. *A. pinifoliae* Mercet.
–. Cils marginaux des ailes antérieures plus courts que la moitié de la largeur des ailes; métatarse médian aussi long que les deux articles suivants ensemble. *A. matritensis* Mercet.

[1] Une 5me espèce, *Azotus mokrzecki* Nowicky, vient d'être trouvée en Pologne dans un bois de Hêtres (*Bull. Entom. Pologne*, T. 5, 1926, p. 104-113).

[2] M. R.-G. MERCET a bien voulu confirmer nos déterminations et nous envoyer des exemplaires d'*Azotus*, de *Prospaltella* et d'*Anthemus* de sa collection. Nous l'en remercions vivement.

Les dates d'éclosion de notre espèce présentent des irrégularités assez curieuses. Les premiers exemplaires, des mâles, apparurent le 6 juin, puis les éclosions se succédèrent assez régulièrement, à raison de 2 à 6 individus, en moyenne 3, par jour, mâles et femelles, jusqu'au 28 juin. Les jours suivants aucune éclosion ne se produisit pendant une semaine, mais après le 6 juillet les deux sexes apparurent de nouveau en assez grand nombre (42 exemplaires en 7 jours) puis les éclosions se firent plus rares, pour cesser le 15 juillet. Après cette date, pendant plus de deux mois et demi aucun parasite ne parut, lorsqu'au commencement d'octobre les éclosions recommencèrent, puis se continuèrent jusque vers la fin de novembre, comme le montre le tableau suivant :

Oct.		Oct.		Nov.	
9	3 ♂	17	1 ♂	3	4 ♀
11	2 ♂	21	2 ♀	15	1 ♂
13	2 ♂	28	2 ♂	22	1 ♂
15	1 ♂	31	1 ♀	25	3 ♂ & 5 ♀

Nous avons eu ainsi des éclosions retardées de 16 ♂ et 12 ♀. Comme elles ont commencé dans un laboratoire non chauffé, elles se seraient sans doute aussi produites dans la nature et les individus éclos à ce moment auraient passé l'hiver à l'état adulte.

3. *Prospaltella aurantii* Howard.

Cette espèce, parasite de nombreuses Cochenilles des genres *Aspidiotus*, *Mytilaspis* et *Chionaspis*, semble être très répandue aux Etats-Unis; elle a aussi été trouvée en Amérique du Sud dans l'Argentine, comme parasite du *Diaspis pentagona*, et au Japon comme parasite de l'*Aspidiotus perniciosus*. En Europe, elle n'a été signalée, croyons-nous, qu'en Italie, par Berlese, comme parasite du *Leucaspis pinifoliae* sur *Pinus canariensis* et de l'*Aspidiotus hederae*. Le Valais étant directement relié à l'Italie par la ligne du Simplon, cette *Prospaltella* y a probablement été introduite par quelque envoi de plantes.

Elle se distingue facilement des autres parasites de *Leucaspis* par la couleur rouge-jaunâtre du mesonotum et du scutellum qui contraste avec la teinte brunâtre de l'abdomen ; de la *P. leucaspidis* elle diffère principalement par les rapports de longueur des articles

des antennes, le 2me article du funicule étant ici plus grand que le 1er et le 3me; la coloration est aussi différente. On en trouve des descriptions chez HOWARD (1895) et MERCET (1912).

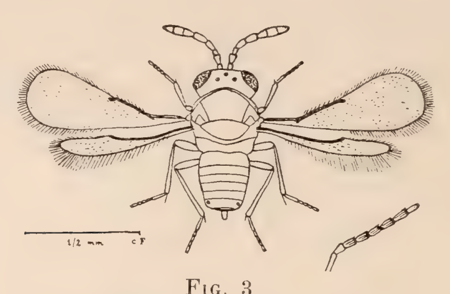


FIG. 3
Prospaltella aurantii Howard,
et antenne du mâle.

La plus grande partie de nos parasites éclorent entre le 15 et le 30 juin; après cette date, nous n'en avons plus trouvé qu'un seul exemplaire le 12 juillet et un autre seul exemplaire éclos tardivement le 21 octobre avec les *Azotus*.

4. *Prospaltella leucaspidis* Mercet.

Cette espèce, toute jaune, a été obtenue en plus grand nombre que la *P. aurantii;* les éclosions se suivirent assez régulièrement



FIG. 4
Prospaltella leucaspidis Mercet.

entre le 10 juin et le 12 juillet. Nous en donnons ici un dessin fait d'après nos préparations microscopiques, mais on trouvera de bonnes descriptions de cette espèce par MERCET (1912 *a* et *b*).

Nos individus sont tout à fait semblables aux parasites espagnols du *Leucaspis pinifoliae*, récoltés sur des Pins du jardin botanique de Madrid. Nous en avons fait parvenir quelques-uns à M. R.-G. Mercet, qui a bien voulu aussi nous envoyer un exemplaire de sa collection. La comparaison des individus du Valais avec ceux de Madrid ne montre aucune différence. Nous avons donc, avec l'*Azotus pinifoliae* Mercet, des parasites de *Leucaspis* connus jusqu'ici seulement de deux localités fort éloignées l'une de l'autre. Il est cependant probable que, lorsque ces Chalcidiens seront mieux connus, ils seront retrouvés dans toutes les régions chaudes et sèches où se développent les *Leucaspis* des Pins.

II. Antheminae.

Cette sous-famille a été créée par Mercet en 1922 pour le genre *Anthemus*, décrit par Howard en 1896, et placé par celui-ci parmi les *Mymaridae*. Les Mymarides étant parasites dans les œufs des Insectes, l'*Anthemus chionaspidis* How., obtenu de Cochenilles, était dans cette famille un genre biologiquement aberrant. Mercet a montré que, morphologiquement aussi, ce genre se séparait des Mymarides, avec lesquels il n'a qu'une ressemblance superficielle. Il se rapproche par certains caractères des *Aphelininae*, par d'autres, en particulier la forme des antennes et la disposition des pièces chitineuses du thorax, des *Encyrtidae*. C'est parmi les *Encyrtidae* que Mercet place les *Anthemus*, mais dans une sous-famille spéciale caractérisée par la forme des ailes et par la présence de seulement quatre articles aux tarses.

Le genre *Anthemus* ne contient jusqu'ici que trois espèces: l'*A. chionaspidis*, parasite de *Chionaspis graminis* à Ceylan et en Australie, l'*A. emersoni* Girault trouvé en Australie et l'*A. leucaspidis* Mercet, parasite de *Leucaspis pini* en Espagne. Girault (1911) a encore décrit une espèce des Etats-Unis sous le nom d'*Anthemiella rex*, d'après une femelle prise dans une serre; mais, à en juger par la description, ce genre semble différer beaucoup des *Anthemus* et pourrait bien être un vrai Mymaride.

Nous avons obtenu, des *Leucaspis pini* de Sierre, un grand nombre de mâles et de femelles d'un *Anthemus* qui se rapproche beaucoup de l'*Anthemus leucaspidis* Mercet mais s'en distingue cependant par plusieurs caractères, dont le plus important est le nombre

des articles des antennes chez la femelle. Les espèces décrites jusqu'ici ont des antennes de 8 articles, avec 5 articles au funicule; nos individus ont au contraire tous 6 articles au funicule, donc 9 articles aux antennes. Bien que le nombre des articles des antennes serve souvent chez les Chalcidiens à séparer des genres, nous ne croyons pas devoir placer notre espèce dans un genre nouveau, d'autant moins que cette différence ne se trouve pas chez les mâles, qui sont presque tout à fait semblables à ceux des *Anthemus leucaspidis*.

Anthemus pini nov. sp.

♀. Tête transversale, rétrécie derrière les yeux. Ocelles en triangle obtus; les ocelles extérieurs séparés des yeux d'une distance égale à leur propre diamètre. Joues larges. Antennes insérées un peu au-dessous du milieu de la face, au niveau du bord inférieur des yeux; radicule allongée, presque aussi longue que le pédicelle, scape fusiforme, un peu plus long que les trois premiers articles du funicule réunis, pédicelle peu plus long que les deux articles suivants

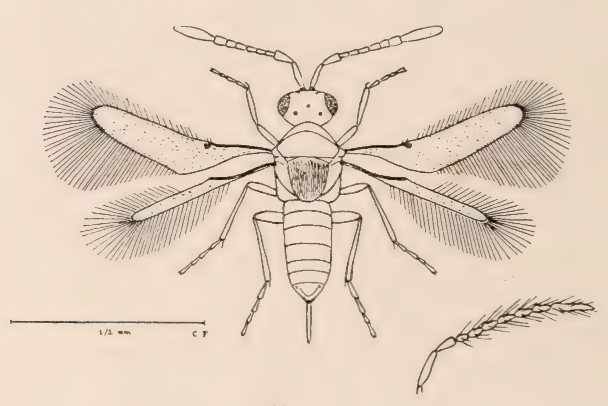


Fig. 5
Anthemus pini n. sp. Femelle et antenne du mâle.

ensemble; funicule de 6 articles, de longueur sensiblement égale entre eux, les premiers étroits, les suivants de plus en plus larges, le sixième presque aussi large que long; massue allongée, aussi longue que les quatre articles précédents réunis. Prothorax court, mesonotum grand, large, finement ruguleux, sans sillons; scutellum

allongé, atteignant la base de l'abdomen, arrondi au bout, entièrement couvert de stries longitudinales; axilles soudés au scutellum; segment médian court, caché par le scutellum; mésopleures ovales, lisses. Ailes antérieures grandes, de longueur égale au 5/6 du corps, hyalines, très légèrement embrunies à la base; nervure marginale très courte, peu plus longue que le stigma, située au tiers inférieur des ailes; bords antérieur et postérieur légèrement convergents vers l'extrémité; cils marginaux moyens sur le bord antérieur, très longs sur le bord postérieur de l'aile, surtout vers le bout, les plus longs cils environ 2 fois plus longs que la plus grande largeur de l'aile; cils du disque serrés vers le milieu de l'aile, plus espacés vers l'extrémité. Ailes postérieures grandes, à bords parallèles, avec une rangée de petits cils au milieu du disque et une rangée près du bord antérieur; cils marginaux longs, mais un peu plus courts que les plus longs cils des ailes antérieures, environ 5 fois plus longs que la largeur de l'aile.

Pattes avec les fémurs postérieurs un peu élargis, tibias allongés, tarses à 4 articles; les éperons des tibias antérieurs longs et courbés, plus longs que le métatarse; ceux des tibias médians droits, peu plus courts que le métatarse; ceux des tibias postérieurs petits, aussi longs, environ, que le tiers du métatarse; les articles des tarses courts.

Abdomen un peu plus court que la tête et le thorax réunis, rétréci vers le bout; les deux premiers segments de longueur égale, 3me et 4me segments un peu plus grands, 5me et 6me très courts, 7me allongé, s'avançant au-dessus de la base de la tarière. Celle-ci proéminente, dépassant l'abdomen environ de la moitié de la longueur de ce dernier.

Couleur du corps jaune, légèrement brun-clair, dessus de la tête et du thorax un peu plus foncé. Yeux noirs.

♂. Très semblable à la femelle, mais de taille un peu plus grande. Tête, corps et pattes d'un brun plus foncé, surtout sur l'abdomen. Antennes de 9 articles, presqu'aussi longues que le corps; scape et pédicelle comme chez la femelle, funicule de 6 articles, le 1er petit, environ aussi long que large, les suivants un peu plus longs, les 3me, 4me et 6me les plus grands; massue allongée, aussi longue que 2 ½ articles précédents réunis; funicule et massue avec quelques longs cils en verticilles. Ailes antérieures plus longues que le corps.

avec longs cils marginaux comme chez la femelle. Abdomen plus court que la tête et le thorax réunis; armature génitale cachée.

Les dimensions des diverses parties du corps sont indiquées dans le tableau suivant.

	Femelle	Mâle
Longueur du corps	0,550 mm.	0,610 mm.
» des antennes	0,455	0,590
» du scape	0,085	0,105
» du pédicelle.	0,060	0,060
» du funicule	0,160	0,270
» de la massue	0,110	0,120
» des ailes antérieures .	0,470	0,620
» » » postérieures .	0,400	0,550
Largeur » » antérieures .	0,100	0,125
» » » postérieures .	0,030	0,040
Cils marginaux, ailes antér. . .	0,200	0,225
» » » postér. . .	0,150	0,200
Longueur de l'abdomen	0,250	0,250
» de la tarière.	0,120	—

Distribution géographique: Valais (Suisse).

Biologie: Parasite de *Leucaspis pini* sur *Pinus sylvestris*.

Cette espèce peut se distinguer de l'*Anthemus leucaspidis* Mercet par les caractères suivants:

Antennes avec le funicule de 5 articles, aussi longues que les 2/3 du corps; stries longitudinales du scutellum peu profondes; abdomen plus long que la tête et le thorax; tarière courte, aussi longue que le 1/3 de l'abdomen.

Anthemus leucaspidis.

Antennes avec un funicule de 6 articles, plus longues que les 4/5 du corps; taille plus petite; stries longitudinales du scutellum plus nettes; abdomen plus court que la tête et le thorax; tarière plus allongée, aussi longue que la ½ de l'abdomen.

Anthemus pini.

III. Tetrastichinae.

Tetrastichus brevicornis (Panz.).

Nous avons obtenu deux mâles d'un *Tetrastichus* caractérisé surtout par sa couleur brunâtre avec des reflets métalliques, par

son postscutellum jaune et par les longs cils en verticilles qui recouvrent ses antennes et qui sont environ deux fois aussi longs que les articles qui les portent.

D'après l'étude de Kurdjumov sur les *Tetrastichini*, nous les identifions au *T. brevicornis* (Panz). La description qu'en donne Thomson s'applique bien aussi à nos individus. De plus, nous avons pu les comparer à des mâles de *T. brevicornis* de notre collection et ne trouvons aucune différence, ni dans les proportions des articles des antennes, ni dans la coloration du corps, des antennes et des pattes.

On sait que cette espèce est généralement parasite dans les galles de Cynipides et surtout de Cécidomyides. Dalla Torre l'indique comme parasite de *Cecidomyia artemisiae*, *Lasioptera rubi* et *Rhodites eglanteriae;* De Gaulle donne comme hôtes les genres *Agromyza*, *Cecidomyia*, *Lasioptera* et *Rhodites;* nous en avons des exemplaires obtenus des galles de *Rhabdophaga rosaria* (Berne) et de *Cystiphora sonchi* (Vienne dans l'Isère).

Nous ne voulons tirer aucune conclusion de la présence de cette espèce parmi les parasites de *Leucaspis pini*. Peut-être est-elle un hyperparasite qui peut attaquer les parasites de divers Insectes cachés (dans galles et Cochenilles); mais, plus probablement, elle est éclose de quelque Cécidomyide qui se trouvait sur les aiguilles des Pins envahis par les *Leucaspis*. Deux espèces de Cecidomyides peuvent en effet se trouver sur le Pin sylvestre, la *Thecodiplosis brachyntera* Schwäg. qui « vit à l'état larvaire dans la gaine des aiguilles qui se décolorent, s'hypertrophient à la base et se raccourcissent » (Kieffer, Feuill. d. jeunes naturalistes 1891, p. 191) et la *Cecidomyia pini* De Geer, qui se développe dans des exsudations de résine et se transporte ensuite sur une aiguille pour s'y transformer dans une coque soyeuse recouverte d'une couche de résine (Perris, Ann. Soc. ent. Fr., 1870, p. 162). L'une des deux se trouvait peut-être sur des aiguilles de Pin récoltées à Sierre.

IV. Trichogramminae.

Centrobia walkeri Först.

Cette espèce n'est probablement pas non plus un parasite de la Cochenille, les Trichogrammides étant parasites dans les œufs des Insectes. Le seul exemplaire mâle obtenu fut trouvé le 30 juin dans

le tube d'éclosion des parasites de *Leucaspis*, observé quelque temps vivant, puis préparé pour l'étude microscopique. La forme caractéristique des antennes le fait rentrer dans le genre *Centrobia* Först. Ce genre, resté longtemps problématique, a été étudié la même année 1918 par KRYGER au Danemark et SILVESTRI en Italie. KRYGER décrit 2 espèces, les *C. walkeri* Först et *C. försteri* Kryger; SILVESTRI a trouvé aussi 2 espèces, les *C. silvestrii* Kryger (= *C. walkeri* Silv.) et *C. similis* Silv. On connaît ainsi 4 espèces européennes, plus une variété du *C. silvestrii*, pour lesquelles KRYGER a donné (1921) une bonne table de détermination.

Au point de vue biologique, KRYGER ne sait rien des espèces danoises; quant aux espèces italiennes, SILVESTRI dit seulement avoir obtenu le *C. silvestrii* de branches de Chêne (*Quercus robur)* et le *C. similis* de rameaux de Noisetiers. Il les suppose parasites d'œufs d'Hémiptères. Notre exemplaire, éclos de rameaux de Pins couverts de *Leucaspis*, pourrait être parasite des œufs de cette Cochenille, mais nous ne savons pas si les rameaux ne portaient pas aussi les œufs de quelqu'autre Hémiptère.

En résumé, si nous laissons de côté ces deux dernières espèces dont le parasitisme est douteux, nous avons obtenu au Valais 5 espèces de Chacidiens parasites de *Leucaspis pini*. De celles-ci l'une, d'un genre peu répandu, est nouvelle pour la science *(Anthemus pini)*, deux autres n'avaient été obtenues jusqu'ici qu'en Espagne, à Madrid *(Azotus pinifoliae* et *Prospaltella leucaspidis)*, une 4me, répandue aux Etats-Unis, n'avait été trouvée en Europe qu'en Italie *(Prospaltella aurantii)*, la 5me enfin *(Aphelinus mytilaspidis)*, espèce cosmopolite et parasite de plusieurs Diaspines, n'avait, sauf erreur, pas encore été signalée comme parasite de *Leucaspis*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

DALLA TORRE C.G., *Catalogus Hymenopterorum*. Vol. 5. *Chalcididae*, 1898.

GAULLE (DE), J., *Catalogue systématique et biologique des Hyménoptères de France*. Paris, 1908.

GIRAULT, A.A., *A new Mymarid genus and species from North America allied with Anthemus Howard*. Proc. entom. Soc. Wash., Vol. 13, 1911, p. 185-187.

HOWARD, L.O., *The Hymenopterous parasites of the California Red Scale*. Insect Life, Vol. 6, 1894, p. 227-236.

— *Revision of the Aphelininae of North America*, U.S. Dep. Agr. Div. entom., Techn. Series nº 1, 1895.

— *On some reared parasitic Hymenopterous Insects from Ceylon*. Proc. U.S. Nat. Mus., Vol. 18, 1896 (*Anthemus*, p. 643).

— *On some parasites of Coccidae, with descriptions of two new genera of Aphelininae*. Proc. entom. Soc. Wash., Vol. 4, 1898, p. 133-139.

IMMS, A.D., *Observations on the Insects parasites of some Coccidae*. Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. 61, 1916, p. 217-274.

KRYGER, J.P., *The european Trichogramminae*. Entom. Meddelelser, Vol. 12, 1918, p. 257-354.

— *Further investigations upon the european Trichogramminae*. Entom. Medd., Vol. 13, 1920, p. 183-188.

KURDJUMOV, N., *Notes on Tetrastichini*. Revue russe d'Entomologie, Vol. 13, 1913, p. 243-256.

MASI, L., *Contribuzioni alla conoscenza dei Calcididi italiani*, IV. Boll. Labor. Zool. gen. e agr. Portici, Vol. 5, 1911, p. 140-171.

MERCET, R.G., *Los enemigos de los Parasitos de las Plantas. Los Afelininos*. Trab. Museo Cienc. natur., nº 10, 1912, 306 pp.

— *Afelininos espanoles*. Bol. R. Soc. esp. Hist. nat., Vol. 12, 1912 p. 213-215.

— *Una subfamilia nueva de Himenopteros Calcidoideos*. Ibid. Vol. 22, 1922, p. 363-370.

— *El genero Azotus Howard*. Ibid. Vol. 22, 1922, p. 196-200.

— *Una especie nueva del genero Azotus*. Ibid. Vol. 23, 1923, p. 410-413.

SCHMIEDEKNECHT, O., *Hymenoptera, Fam. Chalcididae*. In: WYTSMAN, Genera Insectorum, fasc. 97, Bruxelles 1909.

SILVESTRI, F., *Contribuzione alla conoscenza del genere Centrobia Förster*, Boll. Labor. Zool. gen. e agr. Portici, Vol. 12, 1918, p. 245-251.

THOMSON, C.G., *Hymenoptera Scandinaviae*, Tome 5, *Pteromalus*, 1878.

Vol. 34, nº 3. — Février 1927.

Institut d'Hygiène expérimentale et de Parasitologie
de l'Université de Lausanne
et Station de recherches des Rochers de Naye
directeur : professeur Dr B. Galli-Valerio

Contribution à l'étude des Protozoaires du sol à la montagne.

Les Protozoaires du sol dans le massif des Rochers de Naye (2045 m.)

par

Alfred NICOLE
Licencié ès sciences.

INTRODUCTION[1]

En 1676, Leuwenhoeck découvrait, dans une infusion de poivre, les premiers Infusoires; en 1837 seulement, Ehrenberg signalait leur présence dans le sol, soit environ deux siècles après. Puis, en 1866, Greef décrivait quelques espèces d'Amibes du sol. En 1869 enfin, Rosenberg et Liperisky confirmaient les observations d'Ehrenberg sur les Infusoires du sol. Dans la suite, l'étude des Protozoaires du sol fut abandonnée, pour n'être reprise qu'au début de notre siècle, dès 1909.

A cette date, en Amérique, Russell et Hutchinson (11 et 25), de la station agricole de Rothamsted, soumettaient des échantillons de terre à une température de 55° à 60° ou à des réactifs appropriés et constataient la disparition des Protistes du sol ainsi qu'une augmentation des Bactéries de la nitrification. Leurs expériences, et les conclusions qu'ils en tiraient, les amenèrent à considérer les Protozoaires du sol comme un « facteur limitant l'activité bactérienne » (c'est l'expression qu'ils emploient); autrement dit, ils en faisaient de véritables parasites du sol.

[1] Certains travaux originaux, spécialement ceux des Américains, ne pouvant pas être consultés ici, j'ai dû me contenter de résumés parus dans le *Bulletin Pasteur* et la *Revue intern. de Rens. agricoles.*

Ils donnaient à l'expression, « Protozoaires du sol », tout son sens de faune spécifique du sol, d'« édaphon », nom que lui donnait FRANCÉ (25), analogue au plancton d'eau douce et d'eau salée. Ils définissaient les propriétés de ce facteur limitatif, les ramenant à trois :

1° Il est annihilé par la chaleur (60°) ou par des poisons.

2° Il peut être introduit dans les terres non traitées.

3° Dans les conditions favorables à la vie trophique dans le sol, il devient si actif que les Bactéries diminuent très rapidement de nombre.

Conséquence logique de leur théorie: les Protozoaires du sol constituent un obstacle à l'agriculture; il faut les détruire. De là naquit la « stérilisation partielle », procédé consistant à répandre sur le sol des antiseptiques pour y détruire les Protozoaires tout en épargnant les Bactéries de la nitrification. On pensait ainsi augmenter la fertilité des sols.

Cette « thèse contre-Protozoaires » recruta ses adeptes, en Amérique surtout. CUTLER (12), pour ne citer que lui, fit des expériences avec des sols stérilisés par des jets de vapeur intermittents. Il leur inocula alors, 1° des Bactéries seulement, 2° des Bactéries et une espèce d'Amibe, 3° des Bactéries et une espèce de Flagellé. Dans le premier cas, les Bactéries se multiplièrent; dans le second, elles diminuèrent rapidement de nombre; dans le troisième, la diminution fut encore plus forte.

ALLISON (2 et 3), après étude d'échantillons de sol prélevés dans diverses régions des Etats-Unis, doute de leur action, comme facteur limitant l'activité des Bactéries, dans un sol où ils sont peu nombreux, mais estime qu'on ne peut pas la nier *a priori* dans les terres où ils abondent.

En France, RIVIÈRE et RICHARD (28) préconisent l'arséniate de soude, à faibles doses, pour stériliser partiellement le sol et prétendent avoir apporté, par ce procédé, une amélioration sensible au poids de la récolte dans certains terrains, à Fontainebleau notamment.

Malheureusement, les résumés consultés ne donnent aucune indication sur la nature et les conditions des sols soumis aux expériences. Je puis, néanmoins, reprocher tout de suite à RUSSELL et HUTCHINSON, et à leurs disciples, d'avoir borné leurs recherches à des expériences de laboratoire au lieu de les étendre à des sols

très différents, examinés directement sous le microscope. ALLISON, pourtant Américain, en examinant plusieurs échantillons de sols différents, n'est pas entièrement acquis à la thèse contre-Protozoaires. Cet examen direct, dont je parlais plus haut, et qui fut la seule méthode adoptée par les adversaires de la théorie américaine, les Russes entre autres, leur permit d'arriver à des conclusions nettement opposées à celles de RUSSELL et HUTCHINSON. J'examinerai et discuterai la valeur de cette théorie dans un chapitre spécial, traitant de l'état trophique ou enkysté des Protozoaires du sol, et où j'exposerai les résultats de mes propres observations.

Ainsi, dès 1909, la théorie américaine occupe une place importante dans l'étude des Protozoaires du sol. Je ne pouvais faire autrement que d'en faire le sujet d'un chapitre de mon travail. Pour le moment, notons simplement le peu de recherches faites, dans ce domaine, par les Français et aussi l'arrêt complet, à l'heure actuelle, des publications traitant la question.

Intéressé par ces travaux, M. le professeur Dr B. GALLI-VALERIO préleva, au cours de ses nombreuses courses dans les Alpes vaudoises et valaisannes, quelques échantillons de terre. Il put, le premier, signaler l'existence des Protozoaires du sol à la montagne. En 1921, DE BRUYN (7), de l'Institut d'Hygiène de Lausanne, résuma brièvement, dans une note préalable, les résultats d'une trentaine d'observations, faites également dans les Alpes, où il signalait leur présence jusqu'à l'altitude de 3107 m. Mais une étude approfondie sur la répartition des Protozoaires du sol, à la montagne, restait à faire. En mai 1925, M. le prof. GALLI-VALERIO me proposa de l'entreprendre dans le massif des Rochers de Naye (2045 m), audessus de Montreux, où je trouvais en même temps toutes les conditions voulues pour une étude critique de la théorie américaine.

Je tiens à adresser ici de vifs remerciements à M. le prof. GALLI-VALERIO, qui m'a fourni toute la littérature concernant mon sujet et qui, avec un enthousiasme toujours égal, m'a fait bénéficier de sa très grande expérience et de ses précieux conseils. Je remercie aussi vivement M. MURISIER qui a bien voulu s'intéresser à mon travail. Enfin, ma gratitude va à M. NICOLLIER et à la Compagnie du Territet-Glion-Naye, qui ont favorisé mes recherches en m'accordant de grandes facilités de transport.

Technique générale.

Avant d'exposer la technique que j'ai suivie, je dirai quelques mots des méthodes employées pour les prises de terre, leur examen direct, les milieux de culture, ainsi que des méthodes de comptage des Protozoaires du sol.

Pour les prises de terre, la seule méthode consiste à recueillir l'échantillon de sol près de la surface pour obtenir le plus grand nombre de formes possible.

L'examen direct, sous le microscope, permet de décider de l'état trophique (végétatif) ou enkysté des Protozoaires du sol. On délaye, dans une goutte d'eau sur porte-objet, quelques grains de terre, on couvre d'une lamelle et examine. Les préparations sont faites plusieurs fois; on note chaque fois la quantité de formes trophiques [1] trouvées. Avant de procéder à cet examen, Goodey (25) applique à de petits échantillons de terre l'action d'un courant électrique pour attirer à la cathode les organismes actifs. Russell et Holding (25) soumettent leurs échantillons de sol, délayés dans l'eau, à la force centrifuge. Martin (25) propose l'acide picrique qui fait monter à la surface les formes actives. Mais ces précautions ne sont pas indispensables; l'examen direct est tout à fait suffisant.

Pour permettre le développement des formes enkystées et faire une étude détaillée des Protozoaires du sol, les milieux de culture les plus variés ont été proposés; je retiendrai ceux pour lesquels les auteurs ont donné les résultats obtenus.

Killer (20) tenta de montrer l'influence de divers liquides nutritifs sur le développement des Protozoaires du sol. Sans nous donner la composition de ces milieux, voici les résultats qu'il a obtenus:

1° Solution de Giltay, pour la dénitrification, fut reconnue excellente. Au bout de 10 jours, les Protozoaires, pour la plupart des Ciliés, grouillaient dans la pellicule de moisissures.

Avec les solutions suivantes, Killer étudie en plus l'influence de la concentration:

2° Solution de Hiltner, pour la dénitrification.

Non diluée, elle montrait au bout de 10 jours quelques Proto-

[1] J'utiliserai indifféremment les termes, actif et trophique, pour caractériser l'état de vie libre opposé à celui d'enkystement.

zoaires; au 1/5, un très grand nombre de formes; au 1/10, au contraire, accusait une diminution sensible. Au bout de 20 jours, la solution non diluée ne contenait plus de Protozoaires, la solution au 1/5, de très nombreux kystes mais aucune forme trophique, celle au 1/10, beaucoup de kystes et encore quelques Ciliés actifs.

3° Solution à la peptone pure.

Au bout de 10 jours: non diluée: très peu de Protozoaires,
solutions aux 1/5 et 1/10: beaucoup de Ciliés.

Au bout de 20 jours: non diluée: très peu de kystes,
solution au 1/5: très nombreuses formes actives,
solution au 1/10: diminution des formes actives.

4° Solutions pour la transformation de l'urée et la dénitrification.

Aucune des solutions ne révéla de formes actives.

Et l'auteur de conclure que la composition chimique du milieu exerce une influence marquée sur la possibilité de développement et sur la nature des formes qui apparaissent; de plus, que la concentration des solutions doit être prise en considération.

Après le travail de Killer, celui de Kopeloff, Lint et Colemann (21) nous donne les résultats obtenus avec d'autres milieux:

1° Infusion de foin à 10 %. S'est montrée le milieu le plus favorable au développement de petits Flagellés et de gros Ciliés. Additionnée de 0,5 % de blanc d'œuf, s'est trouvée supérieure à tous les autres milieux pour les Ciliés.

2° Extrait de terre. Est aussi excellent.

3° Poulaitte (fumier de poules). A 3 % est un excellent milieu pour les Ciliés.

Les auteurs concluent également à l'influence du milieu nutritif sur le développement des différentes formes de Protozoaires.

Je citerai encore le milieu de Frosh et Mouton, utilisé par Severtzoff (31) pour ses essais de cultures pures d'Amibes du sol; il cherchait, en effet, à obtenir ensemble l'Amibe désirée et une espèce de Bactérie lui servant de nourriture. Ces essais intéressants, mais trop longs à décrire, ne concernent pas directement notre étude.

Tous ces milieux, à part l'infusion de foin à 10 %, présentent l'inconvénient de favoriser le développement de certaines formes au détriment des autres. L'infusion de foin à 10 %, au contraire, permet un développement égal des représentants des trois classes de Protozoaires. C'est ce milieu que DE BRUYN (7) utilisa et que j'ai repris, après lui, sur le conseil de M. le prof. GALLI-VALERIO.

La méthode de comptage des Protozoaires du sol la plus employée, la « méthode de dilutions », préconisée par les Américains, permet de déterminer le nombre de formes actives dans un gramme de terre. Elle consiste en ceci (13 et 26) : on détermine d'abord le nombre total des Protozoaires, kystes et formes actives, de l'échantillon examiné. Pour cela, 10 gr. de terre sont passés à travers un tamis à mailles de 3mm. et additionnés de 100 cm³ d'eau de robinet stérile. On fait alors 11 dilutions de 1/10 à 1/100000. Puis, 1 cm³ de chaque dilution est réparti à la surface d'une plaque de Petri, contenant de l'agar, pour être maintenue pendant 28 jours à 20°, avec examens réguliers à la fin de chaque semaine. On arrive de la sorte à calculer approximativement le nombre de Protistes dans 1 gr. de sol.

Pour savoir si les Protozoaires apparus proviennent de kystes ou de formes actives, un autre échantillon de terre de 10 gr. est traité avec HCL à 2 %. Action, une nuit. On recherche, ensuite, par la méthode ci-dessus, le nombre de Protozoaires présents c'est-à-dire le nombre de kystes. HCL à 2 % est une concentration suffisante pour tuer les formes actives. Ce nombre, retranché de celui obtenu en premier lieu, donne un chiffre représentant le nombre de Protozoaires actifs dans 1 gr. de sol.

Sans parler du calcul à effectuer que les deux résumés consultés n'indiquent pas, cette méthode, dit KILLER (20), est trop longue, trop incertaine, ne donnant des résultats vraiment conformes les uns aux autres que si l'on fait un très grand nombre d'observations à la fois. J'ajouterai qu'elle est sujette à de grosses erreurs dues à l'incubation des cultures. KILLER propose de la remplacer par celle de FRANCÉ. L'échantillon de terre est lavé avec de l'eau ; on examine, sous le microscope, l'eau de lavage et le dépôt, goutte par goutte, grain par grain, en comptant séparément les formes trophiques et enkystées.

Je citerai, enfin, les essais faits par KOPELOFF, LINT et COLEMANN (21) pour adapter au dénombrement des Protozoaires du sol l'appa-

reil utilisé pour compter les globules sanguins. Les auteurs, eux-mêmes, concluent que, malgré de grands avantages, il présente un gros inconvénient, celui de devoir répéter les observations pour un certain nombre de champs microscopiques, la distribution des organismes étant très inégale.

Toutes ces méthodes, celle de FRANCÉ exceptée, sont trop compliquées et resteront nécessairement très limitées. En effet, les résultats obtenus avec elles seront peut-être exacts pour la quantité de terre examinée, mais ne le seront plus pour une autre quantité du même échantillon de sol, ceci à cause de la distribution très inégale des Protozoaires du sol, comme nous le verrons. Vouloir déterminer exactement le nombre de Protistes par gramme de sol, c'est faire œuvre inutile. Seule une méthode, nous donnant une idée générale des variations quantitatives de ces êtres dans les différents sols, reste admissible et utile.

Enfin deux mots sur la méthode suivie par DE BRUYN (7), méthode que j'ai reprise en la modifiant et la complétant. Les échantillons de terre, prélevés à la surface du sol, étaient recueillis dans de petites éprouvettes, placées à leur tour dans une boîte ayant servi à l'emballage des tubes de seccotine. La terre était ensemencée dans l'infusion de foin à 10 %, versée dans des éprouvettes et maintenue à une température comprise entre 18° et 20°. L'examen des cultures se faisait à frais et par frottis colorés au GIEMSA.

TECHNIQUE PARTICULIÈRE.

Pour les prises de terre, je me suis servi de tubes pour pastilles de 8 cm. de hauteur et de 1,8 cm. de diamètre, fermés par un tampon d'ouate, le tout stérilisé à 160°, à l'étuve à sec de l'Institut d'Hygiène. Au moment de l'emploi, je flambais le tampon et l'ouverture du tube, recueillais à la surface l'échantillon de terre désiré; puis, avant de fermer, je flambais à nouveau l'ouverture du tube et le tampon. Pour chaque prise, je notais exactement les conditions du sol, telles que sécheresse, humidité, gel, température du sol, la présence éventuelle de végétation et de matières fécales d'animaux. J'ajoute tout de suite que la température n'a été relevée que lorsque les conditions météorologiques présentaient des variations importantes, son action ayant d'emblée été reconnue nulle pour de faibles oscillations. Les tubes étaient placés verticalement dans une cais-

sette ad hoc. Ce mode de transport s'est montré excellent, pour les prises de neige et d'eau surtout qui auraient été en partie absorbées par l'ouate, par suite des secousses de la descente. Pour le flambage, j'ai utilisé la flamme de pastilles d'alcool solide « Meta », combustible économique et brûlant même par de forts vents.

L'examen direct des particules de terre délayées dans l'eau, pratiqué sitôt de retour à la maison, porta uniquement sur les sols humides, l'existence de formes trophiques dans les sols secs étant impossible.

Le milieu de culture, l'infusion de foin à 10 %, était préparé en faisant bouillir 50 gr. de foin dans 500 gr. d'eau, pendant 5 minutes; après filtration, le liquide versé dans des éprouvettes était stérilisé à l'autoclave de l'Institut d'Hygiène sous une pression d'une atmosphère, pendant 20 minutes. Cette stérilisation fut reconnue parfaite au moyen de tubes-témoins conservés plusieurs mois stériles.

De Bruyn, au cours de ses recherches, ensemençait uniquement en éprouvettes. M. le prof. Galli-Valerio, remarquant très souvent la formation d'un voile de Bactéries et d'Hyphomycètes à la surface de l'infusion, tenta de parer à cet inconvénient en ensemençant dans des plaques. Les résultats obtenus ne tardèrent pas à le convaincre de la nécessité d'un double ensemencement, en éprouvettes et sur plaques. Sur son conseil, je repris la même technique. 1 cm³ de terre, environ, était introduit dans l'éprouvette contenant l'infusion de foin. Après trituration au moyen d'une baguette de verre stérile, pour détacher les kystes adhérents aux particules de terre, une partie de l'infusion était gardée dans l'éprouvette, l'autre était coulée dans une petite plaque de Pétri, d'un diamètre intérieur variable de 3,3 cm., 3,6 cm., 4 cm. et 5 cm. Eprouvettes et plaques étaient gardées à la température de la chambre, soit à une température comprise entre 15° et 20°, reconnue la plus favorable, déjà, par Fantham et Taylor (18).

L'examen des cultures se faisait à frais et par frottis colorés. L'examen à frais consistait à prélever, au moyen d'une aiguille de platine préalablement flambée, quelques anses de liquide prises sur toute la surface de la plaque ou de l'éprouvette, les Protozoaires tendant à se localiser à certains endroits plus qu'à d'autres. Eprouvettes et plaques étaient ainsi suivies, journellement, pendant une période minimum de 15 jours, afin de noter exactement le début du développement de chaque classe, voire même de certains genres (Vorticelles).

Pour les frottis colorés, la meilleure méthode aurait été celle à l'hématoxyline ferrique; mais, outre qu'elle est très longue, elle présente l'inconvénient d'être très délicate et de ne pas toujours réussir. Aussi ai-je utilisé la méthode au Giemsa. Une dilution de 1 goutte de Giemsa pour 23 gouttes d'eau de neige s'est trouvée la meilleure pour obtenir de bonnes préparations. Je faisais chaque fois deux frottis que je laissais sécher à l'air; une fois secs, ils étaient fixés à l'alcool méthylique, puis colorés avec la solution de Giemsa, pendant 24 heures.

Par cette méthode, j'ai pu déterminer des Flagellés surtout, dont elle colorait très bien le protoplasme et les flagelles en bleu, et le noyau en rouge. Pour les Ciliés, seuls les cils se coloraient bien, le protoplasme étant toujours surcoloré. Quant aux Amibes, je n'ai pas pu obtenir de bonnes colorations, je pense à cause de défauts de la solution du Giemsa employée.

Cette méthode, en effet, présente les deux inconvénients de dépendre de la qualité très variable du Giemsa et de ne pas pouvoir obtenir une dilution idéale, permettant de colorer également bien le protoplasme, le noyau, les cils et les flagelles.

Pour les Amibes, j'ai essayé d'employer la méthode de fixation au sublimé, à froid. Les frottis, encore humides, étaient traités pendant 15 minutes avec quelques gouttes de sublimé alcoolique. Après lavages successifs avec une solution alcoolique de Lugol (2 gouttes de Lugol dans un peu d'alcool) et avec un alcool dilué, je laissais sécher, puis colorais avec le Giemsa, comme d'ordinaire. Résultats tout aussi mauvais: les Amibes se contractèrent toujours, déterminant une surcoloration de leur protoplasme. L'examen à frais a suffi pour la détermination des principaux genres rencontrés.

Pour la détermination de 3 espèces de Ciliés très communes aux Rochers de Naye, M. Murisier a bien voulu m'aider, en utilisant la méthode de fixation humide aux vapeurs d'acide osmique suivie de l'examen à frais.

En résumé, la technique est très simple:

1° Prise de terre à la surface du sol.

2° Examen direct microscopique de parcelles de terre dans l'eau.

3° Ensemencement dans l'infusion de foin à 10%, simultanément en éprouvettes et sur plaques.

4° Examen des cultures à frais et par frottis colorés au Giemsa.

J'ai dit précédemment qu'il était impossible de calculer exactement le nombre de Protozoaires par gramme de sol, vu la répartition inégale de ces êtres dans un sol donné. Il fallait tout de même adopter une échelle de quantités permettant d'apprécier les variations quantitatives des Protistes suivant les différents sols. L'établir par l'examen direct, c'était impossible, comme nous le verrons. Restaient les cultures. Or, le développement des cultures ne se fait pas suivant un plan déterminé; bien au contraire, il est sujet à des modifications que nous étudierons plus loin. Aussi, à défaut d'exactitude, la méthode que j'ai résolu d'adopter m'a-t-elle permis de me faire uniquement une idée des variations locales et par suite de la répartition des Protozoaires aux Rochers de Naye. Voici cette méthode:

Trois jours après leur apparition, Flagellés, Ciliés et Amibes présentaient subitement un développement exagéré, accompagné d'enkystement; la multiplication était intervenue et les formes actives pouvaient être aussi bien des formes de multiplication que des formes provenant de kystes du sol. Aussi je décidai de prendre, pour établir cette échelle de quantités, les quantités de Flagellés, Ciliés et Amibes, deux jours après leur apparition respective en plaques ou en éprouvettes, si le développement n'avait lieu qu'en éprouvettes.

Cette méthode m'a permis d'établir la répartition générale et spéciale des Protozoaires aux Rochers de Naye; je ne réclamais pas plus d'elle.

Zone de recherches.

Je comprends dans l'expression « Massif des Rochers de Naye », formé de roches calcaires, le massif proprement dit, constitué par deux arêtes se rejoignant au sommet (2045 m.) et limitant entre elles une combe, tout entière en pâturages, avec des chalets habités seulement en été par des vachers et du bétail, un hôtel ouvert durant la belle saison, et une voie ferrée; puis une partie du vallon de Jaman jusqu'au lac de ce nom, la Dent de Merdasson, Chamossalaz et les Sautodoz.

Voici les points sur lesquels ont porté mes recherches:

I. Le Jardin alpin (2020 m.), comprenant le rocher gazonné qui le domine à gauche, les rocailles, semées de plantes alpines, et le chemin qui y accède.

II. L'arête du Jardin alpin (1980 m.).
III. Chemin du sommet (1973 m. environ).
IV. Sommet (2045 m.) c'est-à-dire la partie plate de l'arête, en dehors et à gauche de la barrière.
V. Chalets de Naye d'en Haut (1852 m.).
VI. La Forêt, fermant la combe au nord (altitude moyenne: 1700 m.).
VII. Grottes (1800 m.), situées dans la paroi de rochers dominant le vallon de Bonaudon. Elles sont pourvues de deux entrées superposées, entre lesquelles s'établit un courant d'air ascendant, signalé avant moi par Bornand (4).
VIII. Dent de Merdasson (1861,³ m.).
IX. Mare près des Sautodoz (1820 m. environ), qui n'existe que pendant les périodes de pluie et à la fonte des neiges.
X. Sous ce chiffre, je range divers endroits où j'ai prélevé des échantillons de terre et de neige et pris des matières fécales d'Oiseaux et de Mammifères.

Au total, 140 observations furent faites, du 31 mai 1925 au 2 octobre 1926, se répartissant comme suit [1]:

I.	Jardin alpin	16
II.	Arête du Jardin alpin	7
III.	Chemin du sommet	11
IV.	Sommet	7
V.	Chalets de Naye d'en Haut	16
VI.	Forêt	7
VII.	Grottes	30
VIII.	Dent de Merdasson	5
IX.	Mare des Sautodoz	8
X.	Divers	33
	Total	140

J'ai encore à citer les prises que M. le professeur Galli-Valerio n'a pas manqué de faire, au cours de ses ascensions, ainsi que celles que j'ai faites en dehors du massif des Rochers de Naye. Je les citerai au cours du travail pour compléter ou confirmer telle ou telle observation.

[1] La fièvre aphteuse, qui éclata le 1er juillet 1925 aux chalets de Naye ainsi que le mauvais temps, au printemps 1926, gênèrent mes recherches, dans la forêt notamment.

A. Tableau général des observations aux Rochers de Naye.

Les chiffres indiquent les quantités de Protozoaires, d'après l'échelle suivante: 1 = très peu; 2 = peu; 3 = assez nombreux; 4 = nombreux; 5 = très nombreux; 6 = quantité dépassant de beaucoup la normale.

N°	Date	Endroit exact de la prise	Conditions du sol	Quantités de Protozoaires			Autres observations
				Flagellés	Ciliés	Amibes	
			I. *Jardin alpin.*				
1	31. 7.25	Rocher	22 D. Un peu humide. Humus	2	2	3	Oscillariées
2	19. 7.25	id.	22 D. Très sec. Humus	4	3	4	*A. radiosa.* Oscillariées
3	30.10.25	id.	18 D. Sec. Humus	4	4	2	*A. radiosa*
4	31. 5.25	Rocailles	13 D. Très sec. Peu de végét.	4	3	3	Euglènes. Blastom. Oscillariées
5	19. 7.25	id.	26 D. Très sec. Peu de végét.	6	4	2	Blastom. Oscillariées
6	14.10.25	id.	0 D. Peu de neige Peu de vég.	4	3	2	Vorticelles. Oscillariées
7	19. 7.25	Trou abrité de la pluie	17 D. Très sec. Peu de vég.	3	1	3	Oscillariées
8	31. 7.25	Rocailles	10 D. Très humide Végétation	6	0	0	Blastom. Hyphom. Oscillariées
9	31. 7.25	Faille d'un rocher	9 D. Très humide Végétation	4	1	0	
10	17. 6.25	Sur le chemin	18 D. Sec. Pas de végétation	4	0	0	Blastom.
11	31. 7.25	id.	13 D. Très humide Pas de vég.	5	0	0	
12	7. 9.25	id.	6 D. Neige: 10 cm Pas de vég.	3	0	0	Blastom.
13	14.10.25	id.	0 D. Sol gelé. Pas de végétat.	3	0	2	Blastom. Oscillariées
14	19. 7.25	Eau du réservoir	16 D.	0	0	0	Blastom.
15	31. 7.25	id.	8 D.	0	0	0	
16	30.10.25	id.	4 D.	0	0	0	Blastom.
			II. *Arête du Jardin alpin.*				
17	5. 2.26	Devant 1er banc	0 D. Neige: 25 cm Peu de vég.	4	3	0	Vorticelles. Oscillariées
18	5. 2.26	id. un peu à côté	0 D. Neige: 40 cm Pas de vég.	4	0	0	Blastom. Hyphom. Oscillariées
19	26. 2.26	id.	0 D. Glace: 6 cm. Pas de vég.	3	1	0	
20	17. 5.25	Sur une taupinière	20 D. Sec. Pas de végétation	5	0	1	Blastom. Oscillariées
21	17. 5.25	Dans le pré	16 D. Humide Vég.	5	2	2	Blastom.
22	7. 9.25	id.	5 D. Neige: 11 cm. Végét.	5	3	0	Blastom.
23	14.10.25	id.	Peu de neige Végét.	5	3	3	Blastom. Oscillariées

Nº	Date	Endroit exact de la prise	Conditions du sol	Quantités de Protozoaires: Flagellés	Ciliés	Amibes	Autres observations
			III. *Chemin du sommet.*				
24	31. 5.25	Talus du bord du chemin	15 D. Humide. Pas de végét.	0	0	3	Blastom.
25	31. 5.25	id.	20 D. Sec. Pas de végét.	2	2	5	Blastom. Oscill.
26	19. 7.25	id.	Très sec. id.	3	0	0	Blastom. Hyphom. Oscillariées
27	31. 7.25	id.	11 D. Très humide Pas de vég.	4	0	0	Blastom.
28	7. 9.25	id.	6 D. Très humide Pas de vég.	3	0	0	Blastom. Oscill.
29	14.10.25	id.	Très humide Pas de vég.	3	0	0	Blastom. Oscill.
30	8.12.25	Dans le pré pr. du 1er banc	0 D. Sol gelé. Végét.	3	2	3	Blastom.
31	5. 2.26	id.	0 D. Sol gelé. id.	4	2	0	
32	5. 2.26	id. un peu à côté	Très humide Végét.	4	4	0	Oscillariées
33	26. 2.26	id.	0 D. Sol gelé. id.	3	0	2	
34	26. 2.26	id.	Très humide Végét.	5	1	2	Blastom. Oscill.
			IV. *Sommet.*				
35	31. 5.25	Sur l'arête	23 D. Sec. Humus	6	5	5	*Amoeba radiosa*
36	19. 7.25	id.	20 D. Très sec id.	5	4	3	*Amoeba radiosa*
37	7. 9.25	id.	7 D. Très humide Humus	4	4	1	Vorticelles
38	8.12.25	id.	0 D. Sol gelé. id. Neige : 40 cm	3	3	4	*Amoeba radiosa*
39	5. 2.26	id.	0 D. Sol gelé. id. Neige : 38 cm	4	3	1	Oscillariées
40	26. 2.26	id.	0 D. Sol gelé. id. Glace : 6 cm.	2	0	1	Blastom.
41	26. 2.26	Un peu en-dessous du sommet	Très humide. Végét.	3	0	0	
			V. *Chalets de Naye.*				
42	17. 6.25	1er chalet, dev. la porte de l'étable	16 D. Sec. Mat. fécales	6	6	6	Streptocoques. *Subtilis.* Blastom.
43	17. 6.25	id.	Très sec. id.	5	5	2	Vorticelles. Nématodes. Blastom. Oscillariées
44	29. 4.26	1er chalet, dev. la porte d'entrée	Peu hum. id	2	5	1	
45	29. 4 26	Dev. le chalet	Humide. id.	4	1	1	
46	id.	id.	id. id.	3	4	5	*B. subtilis*
47	id.	id.	Très hum. id.	4	0	4	
48	id.	A côté du chalet, face hôtel	id. id.	5	2	3	Blastom. Oscill.
49	id.	id.	id. id.	5	3	3	Oscillariées
50	id.	id.	id. id.	6	4	1	Vorticelles. Oscill.

N°	Date	Endroit exact de la prise	Conditions du sol	Quantités de Protozoaires: Flagellés	Ciliés	Amibes	Autres observations
51	6. 6.26	2me chalet, dev. la porte de l'étable	Humide. Mat. fécales	3	1	1	Vorticelles. Nématodes. Rotateurs. Blastom.
52	id.	id.	id. id.	5	5	1	Vorticelles. Nématodes
53	id.	id.	id. id.	4	5	5	Vorticelles. Blastom.
54	id.	Le long du mur	Humide. Mat. fécales	3	5	3	
55	id.	Seuil de l'étable à porcs	Très humide Mat. fécales	4	6	3	Vorticelles. Rotateurs. Blastom. Hyphom.
56	id.	Plancher de l'étable à porcs	Très humide. Mat. fécales	5	5	1	Blastom. Hyphom.
57	id.	Devant l'étable à porcs	Très humide. Mat. fécales	2	5	4	Vorticelles. Rotateurs. Blastom. Hyphom. Oscill.
			VI. *Forêt.*				
58	17.6.26	Sous un sapin	Très humide. Humus et aig. de sapin	4	1	2	
59	id.	id.	id. id.	6	3	3	Blastom. Hyphom.
60	id.	id.	id. id.	0	0	0	
61	id.	id.	id. id.	6	4	0	
62	id.	id.	id mousse sur un rocher	5	1	3	
63	id.	un peu à côté id.	id. moisissures et mousse	5	0	0	
64	id.	id.	Très humide	3	0	0	
			VII. *Grottes.*				
65	1. 7.26	Hors du passage public	2 D. Tr. hum. Tuf	1	0	0	
66	id.	id.	id. id.	0	0	0	Hyphom.
67	id.	un peu à côté id. id.	id. id.	5	0	0	Hyphom.
68	id.	id. id.	id. id.	0	0	0	Blastom. Hyphom.
69	id.	Dans une cheminée latérale	id.	6	0	0	Blastom. Hyphom.
70	id.	Chambre, au au bout de la cheminée	id.	4	0	0	Hyphom.
71	id.	id.	id.	1	0	0	
72	id.	un peu à côté id.	id.	0	0	0	
73	id.	Chambre, au bout de la cheminée	Très humide	0	0	0	
74	id.	Sur la paroi de la chambre	id.	0	0	5	Hyphom.
75	id.	Au bas d'une faille, près de l'escalier	id.	5	0	0	Hyphom.
76	id.	Dans le mur de soubassement de l'escalier	id.	2	0	0	Hyphom.
77	id.	id.	id.	0	0	0	Hyphom.
78	id.	un peu à côté id. id.	id.	0	0	0	Blastom. Hyphom.

Nº	Date	Endroit exact de la prise	Conditions du sol	Quantités de Protozoaires: Flagellés	Ciliés	Amibes	Autres observations
79	3. 9.26	Grande chambre, en dehors du chemin	4 D. Humide	4	0	0	Hyphom.
80	id.	id. un peu à côté	Très humide	0	0	0	
81	id.	id. s. le névé	Prise de neige souillée par de la terre	6	0	1	Blastom.
82	id.	id. id.	id.	5	0	0	
83	id.	Au milieu de la grande chambre	Très humide	5	0	0	
84	id.	Sur une corniche de la paroi gauche, le long du chemin	Humide	0	0	0	Blastom. Hyphom.
85	id.	id. un peu en dessus, s. une corniche	id.	0	0	0	
86	id.	Même paroi, autre corniche	id.	0	0	0	Blastom. Hyphom.
87	id.	Au bas de la paroi, sous une saillie	id.	0	0	0	Blastom. Hyphom.
88	id.	Même paroi, au bas d'une petite cheminée	id.	3	0	0	
89	id.	Même cheminée, un peu plus haut	id.	0	0	0	
90	id.	Même cheminée, encore plus haut	id.	1	0	1	Blastom Hyphom.
91	id.	Même paroi, autre cheminée	id.	0	0	2	
92	id.	Même cheminée que Nº 91, plus haut	id.	0	0	4	
93	id.	Sur une marche des escaliers	Très humide	2	1	2	
94	30.10.25	Sur le passage public	id.	5	0	1	

VIII. *Dent de Merdasson.*

Nº	Date	Endroit exact de la prise	Conditions du sol	Flagellés	Ciliés	Amibes	Autres observations
95	21. 5.26	Sur une esplanade	Humide. Humus Lichens. Plantes grasses	2	0	0	Blastom. Hyphom Oscillariées
96	id.	Sur un rocher	Humide. Pas de végétation.	2	0	0	Oscillariées
97	id.	1er sommet	Sec. Mousse et herbe	3	1	4	Blastom. Oscill.
98	id.	2me sommet	Un peu humide. Herbe	4	4	3	Hyphom.
99	id.	id. un peu à côté	id. id.	5	2	3	Blastom. Oscill.

Nº	Date	Endroit exact de la prise	Conditions du sol	Quantités de Protozoaires: Flagellés	Ciliés	Amibes	Autres observations
			IX. *Mare des Sautodoz.*				
100	24. 6.26	Dans le pré, près de la mare	Sec. Herbe	1	1	0	Blastom. Hyphom. Oscillariées
101	id.	Dans le pré, sous un rocher	Sec. Pas de végét.	3	1	2	Blastom. Hyphom.
102	id.	Dans le pré, autre endroit	Sec. Végétation	1	3	0	Blastom. Hyphom.
103	id.	Bord de la mare	Très humide. Pas de végétation	4	0	4	Hyphom.
104	id.	id. un peu à côté	Très humide. Pas de végétation	0	0	0	Hyphom.
105	id.	Eau de la mare, prise près du bord	Neige plongeant encore dans l'eau	0	0	0	
106	id.	id.	id.	0	0	0	Blastom. Hyphom.
107	id.	id.	id.	0	0	0	Blastom.
			X. *Divers.*				
108	17. 6.25	Sous le Jardin alpin, sur la pente de la combe	0 D. Très humide. Herbe. Neige: 30 cm.	5	0	3	Blastom.
109	6. 6.26	Sur le chemin Sautodoz - Naye	Très humide. Pas de végét. Terre rouge	4	0	0	
110	id.	Sur le chemin Sautodoz - Naye	Très humide. Pas de végét. Terre rouge	0	0	1	Oscillariées
111	17. 6.26	Derrière l'hôtel	15 D. Sec. Herbe	5	6	0	Blastom. Oscill.
112	8.12.25	Même endroit, rocailles	0 D. Sol gelé. Végét. Neige: 14 cm.	3	3	1	Oscillariées
113	5. 2.26	Sur le chemin, derrière l'hôtel	0 D. Sol gelé. Pas de végét. Neige: 70 cm.	4	0	0	Hyphom. Oscill.
114	31. 5.25	Sous la gare, au bord d'un névé	13 D. Très humide. Herbe en décomposition	6	6	4	Blastom. Oscill.
115	id.	Même endroit, dans le pré	17 D. Humide. Herbe jaune, très rabougrie	6	6	3	Blastom. Hyphom. Oscillariées
116	id.	Même endroit, sous des mat. fécales	15 D. Humide. Herbe jaune	5	6	3	Vorticelles. Nématodes. Oscillariées
117	30.10.25	Au bord du chemin venant des chalets	17 D. Sec. Pas de végét.	2	0	0	Blastom. Oscill.
118	id.	Lac de Jaman (1576m.) Vase d'un creux	1 D. Très humide. Herbe. Glace: 2 mm.	3	3	1	Spirilles. Blastom.
119	id.	Eau du lac de Jaman	1 D.	0	0	1	Blastom. Oscill.
120	21. 5.26	Dent de Merdasson	Eau du trou qui doit recevoir le signal	6	0	0	
121	2. 7.25	Pied des Rochers de Naye Versant ouest	14 D. Très humide. Humus	5	2	6	

N°	Date	Endroit exact de la prise	Conditions du sol	Quantités de Protozoaires: Flagellés	Ciliés	Amibes	Autres observations
122	id.	Même endroit. Faille d'un rocher	13 D. Humide. Humus	4	2	0	Blastom.
123	5. 2.26	Chamossalaz (1618 m.), dev. la porte du chalet	Humide. Pas de végétation	5	5	2	Vorticelles. Nématodes.
124	30.10.25	Chemin du sommet	Neige avec empreintes de pattes de Chocard	0	0	0	Blastom. Hyphom.
125	id.	Derrière l'hôtel	id.	0	0	0	Blastom.
126	17. 6.25	Sous le jardin alpin, sur un névé	Prise de neige souillée par des touristes	2	0	0	Blastom.
127	7. 9.25	Sur le chemin du jardin alpin	Prise de neige fraîche	0	0	0	Blastom.
128	7. 9.25	Sommet	id.	0	0	0	
129	14.10.25	Sur le chemin du jardin alpin, près de l'hôtel	id.	0	0	0	Blastom.
130	21. 5.26	Dent de Merdasson	Prise de neige sur une flaque entourée par le sol découvert	0	0	0	Blastom. Hyphom.
131	30.10.25	Chemin du sommet	Mat. fécales de Chien déposées sur le sol	2	3	3	Blastom.
132	8.12.25	Sous Dent de Merdasson	Mat. fécales de Lièvre variable, déposées sur la neige	0	0	0	Blastom.
133	26. 2.26	Entre tunnel et hôtel	Mat. fécales de Chien desséchées, déposées sur la neige	0	0	0	
134	26. 2.26	id.	Mat. fécales de Chien fraîches, déposées sur la neige	0	0	0	Blastom.
135	21. 5.26	Dent de Merdasson	Mat. fécales de Mouton, déposées sur le sol	0	0	0	Blastom.
136	8.12.25	Sommet des Rochers de Naye	Mat. fécales de Lagopède alpin, déposées sur la neige	0	0	0	
137	29. 4.26	Dent de Jaman Versant est (1680 m.)	Mat. fécales de Lagopède alpin fraîches, déposées sur le sol	0	0	0	Blastom.
138	21. 5.26	Dent de Merdasson. Versant est	Mat. fécales de Lagopède alpin, déposées sur le sol	0	0	0	Blastom.
139	6. 6.26	Sur le chemin Sautodoz - Naye	Mat. fécales de Chocard alpin, sur une pierre	4	4	1	
140	17. 6.26	Forêt	Vieilles mat. fécales de Lagopède alpin, déposées sur le sol	0	2	0	

B. Tableau des prises de terre faites en d'autres endroits.

N°	Date	Endroit exact de la prise	Conditions du sol	Quantités de Protozoaires: Flagellés	Ciliés	Amibes	Autres observations
141		Lac de Fenêtre (2510 m.) Fente de rocher	Sec	5	0	0	Blastom. Hyphom.
142	4.10.25	La Dérotchiaz (1600 m.) A l'entrée d'un trou de marmottes	Humide	5	3	0	Némat. Blastom.
143	4.10.25	Grammont (2175 m.) Sommet	Sec	3	3	2	Vorticelles. Blastom. Oscill.
144	11.10.25	Monts de Bovardes (2141 m.)	Humide. Herbe	3	2	3	Nématodes. Blastom. Oscill.
145	28. 2.26	La Suche (1545 m.) Sommet	Très humide	2	3	0	Vorticelles
146	14. 3.26	Col de Jaman (1516 m.) Près des chalets	Très humide. Terre entre taches de neige	4	1	0	Blastom. Oscill.
147	Avril 26	Au fond du Val d'Arpette (2000 m. env.)	Humide. Humus avec Rhododendrons, Myrtilles, etc.	0	3	4	Blastom. Hyphom. Oscillariées
148	20. 6.26	Grammont (2175 m.) Sommet	Très humide	0	0	4	Oscillariées
149	27. 6.26	Lion d'Argentine (2282 m.) Sommet	Sec. Terre prise à côté du bonhomme de pierre	2	2	0	Oscillariées
150	Sept. 26	La Breya d'Arpette (2378 m.) Dans une fissure de rocher	Très sec	3	0	0	Blastom. Hyphom.
151	Avril 26	Belvédère, sur les pentes du Catogne (1600 m.)	Sec. Roches effritées	0	0	0	Blastom. Oscill.
152	14. 3.26	Rochers de Naye (2045 m.) Sur un rocher	Mousse	6	2	0	Blastom. Oscill.
153	23. 7.26	Mont d'Or (Vaud) (2178 m.) Sommet. Ds une fente de rocher	Un peu humide. Humus	5	2	0	Oscillariées
154	23. 7.26	Mont d'Or (Vaud) (2178 m.) Fissure de rocher	Un peu humide. Humus	5	0	3	Blastom.
155	10. 8.26	Tour de Mayen (2325 m.) Sommet	Humide. Végétat.	3	0	0	Blastom. Hyphom.
156	10. 8.26	Même endroit Sous une pierre	Très humide	6	5	2	Hyphom. Oscill.

N°	Date	Endroit exact de la prise	Conditions du sol	Quantités de Protozoaires Flagellés	Ciliés	Amibes	Autres observations
157	24. 1.26	Paccot s. Caux (1472 m.) Sur la voie ferrée	Sol gelé. Pas de végétation	3	4	1	Blastom. Oscill.
158	id.	Même endroit. Un peu à côté	id. id.	4	0	0	Blastom. Oscill.
159	id.	Cerniaz s. Caux (1165 m.) Sur la route	id. id.	5	5	2	Hyphom.
160	id.	Même endroit Sous les sapins	id. Herbe	4	2	1	Hyphom. Oscill.
161	7. 2.26	Chessy (1670 m.) Sur le sol, à l'intérieur du chalet, sous une table	Pas de végétation	3	2	0	Blastom. Hyphom. Oscillariées
162	30. 5.26	Même endroit. Un peu à côté	Un peu humide	0	0	1	Blastom. Hyphom.
163	30. 5.26	Même endroit. Au bas du mur du chalet	Pas de végétation	5	0	0	Oscillariées
164	21. 3.26	Chalet de Draversay inférieur (1908 m) Au pied du mur du chalet	Pas de végétation. Mat. fécales	4	5	0	Vorticelles. Nématodes. *B. subtilis*. Blastom.
165	Avril 26	Chalet de Conche (1697 m.) Près du chalet	Humide	4	0	2	*B. subtilis*. Blastom. Hyphom. Oscill.
166	21. 3.26	Chalet de Draversay inférieur (1908 m.) Râclage des parois de l'étable	Très sec	4	0	2	Streptocoques
167	30. 5.26	Chessy (1670 m.) Sous le plancher de l'étable		6	0	2	Microcoques et *Bacillus mésenthericus*.
168		Lac de Fenêtre (2510 m.)	Sec. Mousse sous mat. fécales de Moutons	5	0	3	Streptocoques. Blastom. Oscill.
169	20. 9.25	Prozzon (V. de Bovine) (2700 m.) A l'entrée d'un trou de Marmottes	Sec. Végét. Sous mat. fécales de la Marmotte	6	6	1	Blastom.
170	4.10.25	Grammont (2175 m.) Sommet	Humide. Sous mat. fécales de bovidés	5	5	3	Blastom. Oscill.
171	30.5.26	Arête du Molard (1700 m.)	Sous mat. fécales de bovidés	2	2	4	Blastom.
172	20. 6.26	Grammont (2175 m.) Sommet	Sec. Sous matières fécales de bovidés	3	3	2	

Au cours de mes recherches, j'ai eu l'occasion d'examiner, à côté des Protozoaires, quelques Métazoaires et végétaux inférieurs du sol. Ainsi :

1° J'ai fait des prises de terre pour la recherche des Nématodes du sol. Une motte de terre de $\frac{8 \times 8}{5}$ était défaite dans un verre conique de façon à détacher toutes les particules de terre des racines d'herbe. Au moyen d'un tube de verre, j'aspirais quelques gouttes du sédiment que j'examinais à frais sous le microscope. Je prenais, comme quantité approximative de Nématodes, le nombre trouvé dans 15 préparations. Ainsi furent faites 6 prises, qui m'ont permis de constater que les Nématodes existent dans le sol des Rochers de Naye et qu'ils sont particulièrement abondants près des chalets. Du reste, au cours de mes recherches sur les Protozoaires, j'ai pu constater la même chose (Obs. Nos 43, 51, 52, 123).

2° J'ai trouvé quelques Rotateurs du type arpenteurs près des chalets (Obs. Nos 51, 55 et 57).

3° Les Blastomycètes sont très répandus dans le sol. Je les ai trouvés, parfois en grand nombre, sur la neige et dans les matières fécales. Ils sont très rares dans les grottes. Cette observation confirme celle de Bornand (4), qui les trouvait très rarement dans l'air.

4° Les Hyphomycètes sont moins répandus, mais prédominent dans les sols humides, des grottes notamment, comme le remarquait aussi Bornand, qui explique ainsi leur nombre restreint dans l'air des grottes.

5° Les Oscillariées, Algues bleues en forme de croissants, sont assez fréquentes.

6° Sous et dans les matières fécales abondaient parfois le *Bacillus subtilis* et de gros Streptocoques.

7° J'ai trouvé des Spirilles dans la vase du Lac de Jaman (Obs. N° 118).

Observations sur les cultures.

Je grouperai, dans ce chapitre, les observations que j'ai pu faire sur les cultures des échantillons de sol provenant des Rochers de Naye et de ceux prélevés à d'autres endroits par M. le professeur Galli-Valerio et par moi-même.

1º Début du développement. Dans le tableau suivant ne figurent que les cultures pour lesquelles j'ai pu noter exactement le début du développement; de plus, seules les plaques ont été prises en considération, étant moins sujettes que les éprouvettes aux modifications qui seront étudiées sous chiffre 3.

TABLEAU I

	Nombre de fois
1er jour	7
2me »	52
3me »	19
4me »	9
5me »	8
6me »	2
7me »	4

Il ressort de ce tableau que le début du développement a lieu normalement *deux* jours après l'ensemencement de l'échantillon de terre. Je dis normalement, car, comme nous allons le voir, différentes causes peuvent l'accélérer ou, au contraire, le retarder.

2. Ordre d'apparition des trois classes de Protozoaires. KOPELOFF, LINT et COLEMANN (21), de la station agricole de Lancaster, avaient déjà constaté que « d'une façon générale, l'ordre d'apparition des Protozoaires était le suivant : petits Flagellés, petits Ciliés, gros Flagellés (s'ils apparaissent) et gros Ciliés.» Sans distinguer, comme ils l'ont fait, les petites formes des grosses et en ajoutant à leur liste les Amibes qu'ils n'avaient pas trouvées, je puis dire aussi que l'ordre d'apparition, dans mes cultures, est bien celui qu'ils ont établi, ce que montre du reste le tableau suivant, établi d'après les indications déjà données pour le tableau I.

TABLEAU II

Jours d'apparition	Nombre de fois		
	Flagellés	Ciliés	Amibes
1er jour	5	2	1
2me »	54	12	8
3me »	18	19	10
4me »	13	8	8

Tableau II

(suite)

Jours d'apparition	Nombre de fois Flagellés	Ciliés	Amibes
5me jour	7	5	5
6me »	2	6	3
7me »	3	1	5
8me »	1	2	1
9me »	1	—	1
10me »	1	—	—
11me »	—	—	2
13me »	—	—	1

Première constatation. Les Flagellés apparaissent les premiers et, dans la majorité des cas, *deux* jours après l'ensemencement.

Viennent ensuite les Ciliés et les Amibes, *trois* jours après l'ensemencement. Cette date, je la maintiens pour les Ciliés. Qu'en est-il des Amibes ? En regardant attentivement le tableau, nous voyons que le 4me jour elles apparaissent encore 8 fois, le 11me jour, 2 fois et le 13me jour, 1 fois. Cette constatation me permet d'affirmer que, dans les conditions ordinaires du sol, sans présence de matière organique (ce qui est le cas pour les 10 cultures où elles ont apparu le 3me jour), la date d'apparition peut être reportée deux ou trois jours après celle des Ciliés. Nous arrivons donc à l'ordre d'apparition définitif: Flagellés, Ciliés, Amibes, ordre que l'on doit considérer en général, quantité de causes pouvant venir le modifier. Seules les Vorticelles, parmi les Ciliés, font exception avec apparition normale dès le 5me jour.

Deuxième constatation. L'ordre d'apparition des trois classes de Protozoaires est sujet à toutes sortes de modifications dont je vais étudier maintenant les causes.

3. Causes influençant l'ordre d'apparition des Protozoaires et, par suite, le début du développement. J'envisagerai successivement, *a*) les germes développés dans le milieu de culture, *b*) les sécrétions bactériennes, *c*) la végétation et la matière organique, *d*) les conditions météorologiques.

a) La plupart des Protozoaires ont besoin d'air. Cette règle est si vraie qu'à l'examen à frais d'une goutte de culture, contenant des bulles d'air, on constate que les Protozoaires se massent autour

d'elles. Or, dans les cultures se développent quantité de germes (Bactéries, Hyphomycètes, Blastomycètes), qui absorbent, eux aussi, de l'air. Dans les éprouvettes, les germes se développent au point d'y former un véritable « bouchon » isolant totalement le contenu de l'air extérieur. Ce fait avait déjà frappé M. le prof. GALLI-VALERIO qui s'étonnait de trouver si peu de Flagellés dans les éprouvettes dont il se servait uniquement. Pour empêcher les colonies bactériennes et d'Hyphomycètes de se rejoindre et de provoquer la formation de cette sorte de manchon isolant, il tenta d'ensemencer sur plaques de Petri. Ses essais furent concluants. Les Flagellés, qui paraissaient très rares, se développèrent abondamment. Depuis, au cours de mes recherches, nombreux sont les cas où les cultures, en éprouvettes restèrent stériles, tandis qu'en plaques furent luxuriantes.

Si cette observation est valable pour les Flagellés et aussi les Amibes, elle l'est moins pour les Ciliés. En effet, j'ai remarqué que ces derniers pouvaient très bien se développer sous d'épaisses pellicules. DE BRUYN (7), qui n'ensemençait qu'en éprouvettes, faisait des Ciliés la classe la plus répandue en montagne. Pour m'en assurer, j'ai ensemencé à nouveau ses échantillons de terre, mais en éprouvettes et en plaques. Les Ciliés, en effet, se montrèrent plus abondants dans les éprouvettes, exigeant, semble-t-il, une moins grande quantité d'air. D'où la nécessité de ce double ensemencement sur plaques et en éprouvettes, permettant d'obtenir sûrement les représentants des trois classes de Protozoaires.

Autre conséquence de ce besoin d'air. Deux cultures de terre, prélevée près des chalets, donnèrent un développement énorme de Flagellés, Ciliés et Amibes 2 jours après l'ensemencement. Le lendemain, déjà, l'enkystement commençait, alors qu'il ne débute normalement, pour chaque classe, que 3 jours après l'apparition des premières formes. Ce fait, constaté plusieurs fois, peut s'exprimer ainsi: un développement énorme de Protozoaires accélère l'enkystement. La cause en est l'épuisement du milieu en oxygène, et peut-être aussi en Bactéries spécifiques, comme nous allons le voir.

b) Au début de mes recherches, j'attribuais volontiers à la désoxygénation du milieu de culture seulement les modifications dans l'apparition et l'enkystement des Protozoaires. Depuis, à la suite de certaines observations, j'ai modifié mon opinion.

Dans un groupe de 7 cultures, en plaques, de terre provenant des

grottes, les Flagellés se développèrent soit le 4me, soit le 5me, soit le 6me jour. Le nombre des Bactéries était, au début, minime et alla en augmentant pour atteindre son maximum le jour d'apparition des Flagellés. Ici, le manque d'air ne peut être invoqué pour expliquer ce retard, car les Flagellés ont apparu au plus fort du développement bactérien. Dans 2 autres cultures de terre, provenant des grottes, les Flagellés se développèrent uniquement en éprouvettes, alors que la quantité de Bactéries était tout aussi forte que dans les plaques correspondantes. Enfin, dernière observation: dans plusieurs cas les Protozoaires s'enkystèrent brusquement, sans que leur nombre et celui des Bactéries aient augmenté.

Ces trois groupes d'observations m'ont conduit à admettre l'existence d'un chimiotactisme entre les Protozoaires et les Bactéries; les sécrétions bactériennes auraient une action, tantôt attractive, tantôt répulsive sur eux; autrement dit, les Protozoaires opéreraient un choix parmi les Bactéries, chaque classe et même chaque genre (Vorticelles) n'apparaîtrait que quand l'espèce de Bactérie, formant leur alimentation, exercerait sur elle ou sur lui un chimiotactisme positif. De là ces retards dans l'apparition de telle ou telle classe ou même un enkystement accéléré, dus alors à l'épuisement du milieu en Bactéries spécifiques. Coppa (9) faisait déjà de la nourriture un facteur important pour désenkyster les Protozoaires.

J'ai tenté de déterminer la nature de ce chimiotactisme. Pensant à une modification de l'acidité et de l'alcalinité du milieu de culture, due aux sécrétions bactériennes, j'ai fait quelques réactions au papier de tournesol. J'ai pu noter que, sur 11 cultures en éprouvettes, 7 étaient à réaction acide et 4 à réaction légèrement alcaline. Les mêmes cultures, mais en plaques, me donnèrent 10 fois une réaction alcaline, 1 seule fois acide. Que la forte acidité des cultures en éprouvettes puisse nuire au développement des Flagellés et des Amibes, je ne le conteste pas; dans tous les cas, elle ne peut l'empêcher, puisque sur les 7 cultures à réaction acide, 2 présentaient des Flagellés. Le milieu alcalin serait-il préférable à un milieu acide ? C'est possible, mais la bibliographie consultée n'en parle pas. Ces sécrétions bactériennes doivent agir sur le développement des Protozoaires; leur nature mérite une étude complète que je n'ai pu entreprendre.

c) Revenons au tableau II. Nous constatons, 1° que les Flagellés apparurent 5 fois 1 jour après l'ensemencement, les Ciliés 2 fois

et les Amibes 1 fois; 2° que les Ciliés et les Amibes se développèrent respectivement 12 fois et 8 fois 2 jours après l'ensemencement soit 1 jour avant leur date d'apparition normale. Après ce que nous avons dit dans le paragraphe précédent, ces modifications peuvent s'expliquer aisément.

Dans le premier cas, sauf une prise, toutes ont été faites dans des sols contenant de la matière organique, soit des excréments d'animaux (3 fois), soit de l'humus (2 fois), ou dans un terrain recouvert de végétation pouvant tout de même donner lieu à la formation d'humus (1 fois). Une seule prise, faite sur la route près de Caux, ne présentait pas ces conditions, tout au moins n'ai-je pas pu les déceler.

Pour le deuxième cas, les conditions, dans lesquelles les prises ont été faites, sont résumées dans le tableau suivant :

	Nombre de fois Ciliés	Amibes
1. Près des chalets	3	5
2. Sol à humus	1	2
3. Sol avec végétaux en décomposition	5	—
4. Sol avec végétation . . .	2	—
5. Sol de serres	—	1
6. Terre très humide . . .	1	—

Ainsi, dans les deux cas, sauf deux prises, toutes ont été faites dans des sols contenant de la matière organique ou recouverts de végétation. Nous pouvons donc admettre que la présence de matières organiques quelconques provoque un plus grand développement de Bactéries en général, de Bactéries spécifiques en particulier, et par suite accélère l'apparition des Protozoaires.

d) Conditions météorologiques. Ce sont l'humidité, la sécheresse et le froid.

L'humidité favorise, on le sait, le dépôt des germes de l'air; un sol humide contiendra donc plus de Bactéries qu'un sol ordinaire et pourra agir à la façon de la matière organique, en accélérant le développement des Protozoaires. Il pourra avoir aussi une action retardatrice, en favorisant le développement d'une trop grande quantité de germes, en éprouvettes surtout.

Le froid et la sécheresse doivent avoir une action plus directe. Je trouve, en effet, pour eux, respectivement 63 % et 74 % des

cultures de sols gelés et secs, accusant un retard sensible. Car, pour peu que le gel et la sécheresse se prolongent quelques mois, la membrane kystique doit se renforcer, nécessitant alors un séjour plus long dans le milieu liquide pour éclater.

En résumé, nous pouvons dire que les dates d'apparition des trois classes de Protozoaires, par suite du début du développement, ne sont pas fixes, qu'au contraire elles sont sous la dépendance de nombreuses causes, étudiées plus haut, qui peuvent agir isolément, mais dont les actions respectives se superposent le plus souvent, sans qu'il soit possible de les séparer les unes des autres.

4º Après ces remarques, il semblerait que la méthode adoptée pour établir une échelle de quantités, permettant d'apprécier les variations numériques des Protozoaires du sol, soit illusoire. Il n'en est rien. Les causes, énumérées plus haut, agissent sur le début du développement. Seules la désoxygénation du milieu et la présence de Bactéries spécifiques peuvent agir sur les cultures, durant les deux jours qui suivent l'apparition des premières formes; mais cette action ne peut qu'être minime, si l'on juge des résultats obtenus pour le groupe d'observations 1 à 6 du tableau général, par exemple. Les légères différences peuvent l'être pour d'autres raisons, telles que la répartition inégale des Protozoaires du sol. Il est évident qu'on ne pourra jamais utiliser cette méthode pour obtenir des résultats exacts, car je ne puis pas affirmer que toutes les formes actives, obtenues au bout de deux jours, correspondent à un nombre exact de kystes contenus dans l'échantillon de sol examiné. De là la nécessité de faire des prises nombreuses dans un même endroit ou dans d'autres, présentant des conditions analogues, pour obtenir un ensemble de données qui permettent d'apprécier les variations des Protistes suivant les endroits envisagés. C'est ce que j'ai fait, dans la mesure du possible, pour les Rochers de Naye.

5º Durée des examens d'une culture. Je l'ai fixée à 15 jours, au minimum, non pas qu'à cette date la vie de la culture soit arrêtée, mais parce que toutes les formes susceptibles de se développer ont apparu. Au delà de cette limite, les Flagellés disparaissent presque complètement, les Ciliés et les Amibes subsistent seuls, mais en très petit nombre.

6º Autres observations. Il faut prélever des anses de liquide sur toute la surface de la plaque et de l'éprouvette, les Pro-

tozoaires se localisant facilement. Cela est surtout vrai des Amibes au déplacement très lent, et des Vorticelles qui ont besoin d'un substratum pour attacher leur pédoncule.

J'ai observé, une seule fois, une forte conjugaison de Ciliés, précédant l'enkystement.

Enfin, j'ai tenté de repiquer une culture d'Amibes; le premier repiquage a été positif, le second est resté négatif.

Etat trophique ou état enkysté des Protozoaires du sol. Discussion de la théorie américaine.

Etre partisan ou adversaire de la théorie américaine, c'est admettre ou ne pas admettre l'existence d'une faune trophique dans le sol. Il importe d'examiner cette question avant d'attribuer à ces êtres le pouvoir de « limiter l'activité bactérienne du sol ».

Parmi les disciples de Russell et Hutchinson, Martin et Lewin (23 et 29) ont affirmé l'existence d'une faune trophique du sol, en se basant sur un examen direct d'échantillons de sol. Ils ont admis qu'elle existait normalement et qu'elle était très facile à reconnaître dans des sols très humides, ayant reçu de copieuses fumures (sols de serres). Cutler et Crump (14) affirment la même chose. Russell (29) emprunte les conclusions de Martin et Lewin, mais ne parle pas d'expériences personnelles. Les autres observateurs admettent implicitement, semble-t-il, l'existence d'une faune active de Protistes du sol.

Les adversaires de Russell et Hutchinson (Alexeieff) et les partisans d'une théorie conciliatoire (Novikoff) firent de l'examen direct du sol le centre de leurs investigations et purent trancher la question d'une façon très catégorique.

Coppa (9), en Italie, étudia des terrains arrosés par le Tessin et plantés de riz, de fraises, haricots, etc.; il conclut que les Protozoaires s'y trouvaient la plupart du temps enkystés. Fantham et Taylor (18), examinant des échantillons de sols africains, sont plus catégoriques: les formes trophiques sont rares, disent-ils, sauf dans les terres imprégnées d'eau. Le facteur humidité, signalé par Martin et Lewin, deviendra la condition *sine qua non* d'une vie active dans le sol.

Sherman (32 et 33), de la station de Wiscousin, ne pense pas

que le sol contienne un facteur biologique nuisible aux Bactéries. Car si les Protozoaires sont capables de réduire le nombre des Bactéries dans les cultures, ils ne le sont plus dans le sol, où ils ne mènent pas une vie active. L'auteur conclut qu'un sol de culture ordinaire, tel que ceux dont il s'est servi, ne peut pas conduire aux mêmes conclusions que les sols riches ou les couches de serres étudiées par Russell. Hills (19), reprenant la question de l'action des Protistes sur le processus biologique, conclut négativement. Killer (20), en Allemagne, rappelle que « les Ciliés et les Flagellés se trouvent dans la plupart des sols (excepté les terrains marécageux, les sols très humides et les champs où l'eau ruisselle), à l'état enkysté. Il résulte donc qu'on ne peut les considérer comme un facteur agissant dans les phénomènes biologiques qui se passent dans le sol, qu'en cas de précipitations atmosphériques très prolongées ».

Voici, enfin, Alexeieff et Novikoff, tous deux Russes, représentant deux opinions très différentes.

Alexeieff (1) constate d'abord trois choses. 1° Les Flagellés et les Ciliés sont des êtres nageurs qui ont besoin du milieu liquide pour se déplacer; sans eau ils ne peuvent vivre qu'à l'état enkysté. 2° La méthode utilisée pour leur recherche dans le sol est parfaitement inadmissible. Au lieu d'examiner directement les échantillons de sol, on les a ensemencés sur divers milieux de culture artificiels et on a tiré des conclusions sur la nature et le nombre des Protozoaires du sol d'après les Protozoaires obtenus en cultures. 3° On s'attendrait, enfin, à trouver des formes très spécialisées qui ne s'observeraient nulle part ailleurs; or, les Protozoaires du sol sont des formes ubiquistes que l'on trouve déjà dans la poussière, à l'état enkysté bien entendu.

Aussi, en 1922, après examen de terres à demi-submergées où il ne décela aucune forme active, Alexeieff affirme que les « Protozoaires du sol » (en tant qu'édaphon) n'existent pas, que tous les efforts faits sont inutiles, procédant d'une méthode fausse, enfin que les Protozoaires ne jouent aucun rôle, du moins direct, dans la vie du sol.

Voici, d'autre part, Novikoff (25), plus modéré. Il affirme: 1° qu'on ne trouve pas de Protozoaires actifs dans les sols de plein champ, au degré normal d'humidité; 2° que l'humidité est certainement le facteur principal qui permette le désenkystement des Pro-

tozoaires; 3° que le nombre des formes trophiques dans les sols bien humides reste faible, que, même si elles détruisent des Bactéries, le dommage n'est pas grand; 4° que leur nombre n'augmente que dans un sol saturé d'eau.

En résumé, nous distinguons trois conceptions différentes des Protozoaires du sol. Celle de Russell et Hutchinson, et de leurs disciples, qui font des Protistes du sol une faune active capable de détruire les Bactéries de la nitrification et de nuire à l'agriculture; puis celle d'Alexeieff qui nie l'existence de formes trophiques dans le sol, et donc toute action des Protozoaires dans la vie de ce sol; enfin celle de Novikoff, de Killer et de quelques Américains, qui admettent l'existence de formes trophiques dans des sols très humides et saturés d'eau, mais refusent de leur attribuer une action quelconque, dans le sens d'une limitation de l'activité bactérienne. Killer, seul, leur attribuerait un rôle dans un sol très humide.

J'ai repris la question très objectivement. Les Rochers de Naye se prêtaient admirablement bien à une étude critique de la théorie américaine; en effet, les conditions de leur sol sont très variables (sols recouverts de végétation ou pas, sols à humus, présence de matières fécales, etc.), ensuite la sécheresse alterne avec l'humidité en été, pour être remplacée en hiver par le gel.

Je note, sans autres commentaires, que la seconde constatation d'Alexeieff, relative à l'abus des cultures et au peu d'examens directs faits par les Américains, est parfaitement juste.

Quant à la première, elle est exacte pour les sols secs. En effet, une goutte de protoplasme ne survit à la dessication que par la formation d'une membrane résistante; de plus, le mouvement des flagelles et des cils n'est possible que dans le milieu liquide. Mais restent les sols humides ou saturés d'eau. Là, Alexeieff va trop loin; je préfère l'opinion modérée de Novikoff et de Killer. Voici, du reste, les résultats de mes observations.

De retour à la maison, je faisais immédiatement une série de préparations microscopiques des échantillons de sols humides. Sur 10 échantillons de sols, prélevés après de fortes pluies et à la fonte des neiges, soit de sols détrempés, 2 seulement, le 20 %, m'ont donné des résultats positifs. L'un présentait quelques Ciliés et 2 ou 3 Flagellés, l'autre 2 ou 3 Flagellés et Ciliés. De plus, les Bactéries étaient très rares. Ici, on pourrait me reprocher les modifications apportées, au cours du transport, aux conditions originales du sol. Je répondrais

que le retour s'effectuait très rapidement, en deux heures au plus, que l'emballage des tubes s'opposait à toute évaporation, enfin, que ces derniers étaient gardés au frais durant les examens microscopiques.

Les cultures confirment du reste les résultats précédents. Car si la faune trophique des sols très humides est toujours très abondante, les formes actives auraient dû apparaître un jour après l'ensemencement. Ce ne fut pas le cas. Sur 45 cultures de sols humides, pour lesquelles j'ai pu noter exactement le début du développement, 5 seulement présentèrent des formes trophiques le premier jour, soit: 2 fois 1 Flagellé, 1 fois 2 Flagellés, 1 fois 2 Ciliés et 1 fois 1 Flagellé et des Amibes.

Poursuivant mes investigations, j'ai prélevé, après une matinée de pluie, un échantillon de terre dans une plate-bande d'un jardin. Une série de 6 examens me révéla au total: 3 Flagellés. Cette observation prouve que le transport de terre depuis les Rochers de Naye n'est pour rien dans le nombre si faible de formes actives trouvées.

J'ai examiné, par curiosité, 6 échantillons de terre, provenant des serres d'un horticulteur, à Vevey. La température était de 13°. Je m'attendais à trouver une faune abondante de Protistes actifs. Pas du tout. A l'examen direct, aucune forme trophique; les cultures ne présentèrent aucun développement le premier jour et, pourtant, elles devinrent luxuriantes les jours suivants. Cet essai ne me permet pas de nier l'existence de formes actives, d'Amibes surtout, dans les sols humides; nous verrons plus loin qu'il faut la présence d'un autre facteur pour qu'elles apparaissent. Les observations de MARTIN et LEWIN (23) sur des terres de plates-bandes, de vieux tas de fumier, de terreau, sont intéressantes à ce sujet. Sans nous indiquer leur degré d'humidité, les auteurs constatent que la faune était représentée, presque uniquement, par des Amibes; les Ciliés et les Flagellés ne furent trouvés abondants que dans les eaux d'épuration d'égouts. De plus, KILLER et ALEXEIEFF ne parlent que des Flagellés et des Ciliés comme Protistes exigeant le milieu liquide pour se déplacer; ils ne parlent pas des Amibes.

Il se peut très bien, en effet, que dans les terrains au degré normal d'humidité, c'est-à-dire une humidité sans formation de gouttelettes d'eau entre les grains de terre, les Amibes puissent se déplacer tout comme le champignon des tanneries, *Didymium leucopus*, se met ramper sur les morceaux de cuir, les écorces, voire même grimper le

long des murs, quand l'atmosphère devient humide. Mais je refuse absolument aux Flagellés et aux Ciliés le pouvoir de se déplacer dans de tels sols.

Ceci dit, je reprocherai, avec SHERMAN, aux observateurs américains, dont MARTIN et LEWIN, de s'être attachés à une catégorie de sols riches en matières organiques et d'avoir étendu leurs conclusions à tous les sols en général.

Dernière observation, faite en laboratoire. Je pris des échantillons de sol des Rochers de Naye, déjà examinés, et que je savais très riches en Flagellés, Ciliés et Amibes. Je les distribuai dans deux plaques de Pétri, de 6 cm. de diamètre intérieur. Toutes deux étaient saturées d'eau stérile et maintenues à la température de la chambre. Voici les résultats obtenus:

	Plaque A	*Plaque B*
2me jour	Peu de Ciliés. Très peu de Flagellés et de Bactéries.	———
6me jour	Très peu de petits Ciliés. Très peu de Bactéries.	Pas de Protozoaires. Très peu de Bactéries.
8me jour	———	———

Malgré le milieu liquide et la présence d'humus, les Protozoaires ont de la peine à se développer; les Bactéries restent peu nombreuses, comme si les conditions favorables à leur développement n'étaient pas réalisées.

Pour provoquer leur développement, j'ajoute aux deux plaques de l'infusion de foin. Trois jours après, les Bactéries abondent; de nombreux Flagellés, de gros Ciliés et quelques Amibes se sont développés dans la plaque A; la plaque B ne présentait encore que quelques Flagellés et un gros Cilié.

Cette expérience montre qu'il ne suffit pas, pour que les Protozoaires prennent la forme active, que le sol soit saturé d'eau, mais qu'il faut encore la présence de Bactéries. Or, dans notre expérience, les Bactéries n'ont apparu qu'après addition de l'infusion de foin qui est un milieu de culture. Qu'en est-il donc dans le sol ?

Nous verrons, dans le chapitre suivant, que Flagellés, Ciliés et Amibes abondent dans les terrains contenant de la matière organique ou même recouverts de végétation, que les Ciliés y sont même localisés. En outre, M. le professeur GALLI-VALERIO a constaté que les petites quantités d'eau, contenues dans les excavations des

matières fécales des bovidés, pouvaient représenter un véritable milieu de culture pour les Protistes, les Amibes surtout.

Ces faits m'ont amené à émettre l'hypothèse suivante. Dans le sol, spécialement celui qui contient de la matière organique, les Protozoaires, les Amibes exceptées, ne prendront la forme active et ne pourront se multiplier que lorsque, 1° le sol sera saturé d'eau; 2° que les conditions favorables au développement des Bactéries existeront; 3° que les dites Bactéries seront présentes. Mais, même dans ce cas, le nombre des formes actives ne doit pas être grand, et leur nombre élevé dans les sols contenant de la matière organique serait dû à de fréquentes multiplications dans les conditions indiquées plus haut.

Je suis forcé de conserver le terme d'hypothèse à une explication, qui est pour moi certaine, uniquement par manque de vérification. Car les sols très humides, que j'ai examinés, présentaient très peu ou pas de Bactéries, parce que les conditions favorables à leur développement n'étaient pas réalisées. Il doit en être ainsi de la majorité des sols très humides, et le moment où les formes actives apparaissent doit être difficile à surprendre. Il en aura été de même des sols qui ont conduit Alexeieff à nier l'existence de ces formes, même dans un sol saturé d'eau.

Mes conclusions se rapprochent de celles de Novikoff. Les voici:

1° L'existence de formes trophiques dans un sol sec est inadmissible.

2° Dans un sol, au degré normal d'humidité, c'est-à-dire sans formation de gouttelettes d'eau entre les grains de terre, j'admets l'existence de formes actives, d'Amibes seulement.

3° Dans un sol saturé d'eau, c'est-à-dire dès la formation de gouttelettes d'eau, les Protozoaires ne prennent la forme active et ne se multiplient que si les Bactéries existent. Même dans ce cas, leur nombre ne doit jamais être grand.

4° Dans les deux premiers cas, les Protozoaires ne jouent aucun rôle dans la vie du sol. Dans le troisième cas, même s'ils arrivent à se multiplier momentanément et à détruire les Bactéries utiles, leur rôle ne doit pas être élevé à celui d'un « facteur limitant l'activité bactérienne dans le sol ».

Répartition des Protozoaires du sol aux Rochers de Naye.

Les Protozoaires du sol existent aux Rochers de Naye. Mais l'altitude de 2045 m. n'est pas une limite. Les prises faites sur diffé-

rents sommets par M. le professeur Galli-Valerio, par de Bruyn et par moi-même à des altitudes supérieures à 2200 m. en sont la preuve. En voici quelques-unes:

Obs. N° 149.	Lion d'Argentine	(2282 m.)	Flagellés et Ciliés.
Obs. N° 155.	Tour de Mayen	(2325 m.)	Flagellés.
Obs. N° 150.	Breya d'Arpette	(2378 m.)	Flagellés.
	Pletschenhorn	(2743 m.)	Flagellés et quelques Ciliés.
	Signalhorn	(2918 m.)	Innombrables Flagellés.
	Frilihorn	(3107 m.)	Quelques Ciliés.

A l'altitude de 3107 m. on trouve encore des Ciliés. Mais une prise, faite au Wasenhorn (3340 m.), par M. le professeur Galli-Valerio, est restée négative. Il serait intéressant de recueillir de nombreux échantillons, sur différents sommets, pour fixer l'altitude maximum que ne dépasseraient pas les Protozoaires du sol.

Si l'altitude n'est pas un obstacle au transport des kystes par le vent, elle doit opérer une sélection dans les genres de Protozoaires susceptibles d'être transportés. En effet, dans la liste des Protozoaires du sol donnée par Novikoff (25), je trouve signalés des genres très communs en eau douce, tels que *Difflugia*, *Arcella*, *Euglypha*, *Stilonichia*, et surtout *Paramaecium*. Or, je ne les ai trouvés dans aucun des 115 échantillons de sol prélevés aux Rochers de Naye. Je dis qu'il y a sélection, c'est-à-dire que les kystes lourds ne sont pas soulevés très haut dans l'air, que seuls les kystes légers peuvent atteindre des altitudes de 2000 à 3000 m. J'ai noté, par exemple, que les genres *Bodo*, *Monas* et *Oicomonas*, tous de très petits Protistes, formaient, presque à eux seuls, la faune des Flagellés, aux Rochers de Naye.

Ce point acquis, passons à la répartition générale proprement dite.

1° Cutler et Crump (14) constatent que les Protozoaires ne s'enfoncent pas profondément dans le sol; il n'y en aurait plus, d'après eux, au-dessous de 6 pouces, chiffre auquel Fantham et Taylor (18) substituent celui de 10 pouces. Ces auteurs établissent que, plus l'échantillon de terre est prélevé à la surface, plus il renferme de Protozoaires. J'ai pu vérifier leur affirmation en examinant 17 prises, faites dans les tourbières de Tramelan (Jura bernois). Sur les 17, 12 faites dans la paroi même de la tourbière, à différentes hauteurs,

restèrent négatives. Seules les 5 prises, faites sur la surface déjà extraite, donnèrent un développement de Flagellés, en majorité, puis de Ciliés et Amibes. Le manque d'air me semble la cause évidente de cette disparition des Protozoaires, à 25 cm. déjà de profondeur, les couches de tourbe devenant de plus en plus serrées à mesure qu'on s'éloigne de la surface. Les phénomènes chimiques, qui se passent dans ces sols, ne doivent pas être étrangers à cette disparition. J'ai mis en pratique cette constatation, en faisant toutes mes prises de terre à la surface du sol.

2° Les Protozoaires du sol, aux Rochers de Naye, sont très inégalement répartis. Deux échantillons de sol, prélevés à 50 cm. l'un de l'autre, présentaient, l'un des Amibes, l'autre des Flagellés, Ciliés, Amibes (Obs. Nos 24 et 25). De plus, sur 7 échantillons de terre, prélevés au sommet à des dates différentes mais à la même place, un seul (Obs. N° 37) contenait des Vorticelles. Il en a été de même pour les Vorticelles trouvées au Jardin alpin (Obs. N° 6), sur l'arête du Jardin alpin (Obs. N° 17), près des chalets dans la série des observations 42 à 57. Enfin, plus typique à ce point de vue, une série de 5 prises, faites sur le sommet de la Suche (1545 m.) par M. le professeur Galli-Valerio.

Terre sur une fourmilière. Sec.	Flagellés et Ciliés.
Terre sous matières fécales de bovidés. Sec.	Flagellés, Ciliés, Amibes.
Terre sur une taupinière. Sec.	Flagellés, Ciliés, Amibes. *Amoeba terricola.*
Terre sur une pierre. Sec.	Flagellés.
Terre sans végétation. Sec.	Flagellés.

Une conséquence de cette répartition inégale est l'impossibilité d'évaluer exactement le nombre de Protozoaires par gramme de sol, comme ont voulu le faire Allison (3) et Sherman (33), qui le fixèrent à 10.000. Ce chiffre, valable pour l'échantillon considéré, pouvait ne plus l'être pour un autre, prélevé quelques centimètres plus loin.

3° Quelle est la classe dominante dans le sol des Rochers de Naye ? Pour répondre à cette question, j'ai résumé dans un tableau le nombre de fois où les trois classes ont été trouvées seules et associées deux ou trois ensemble.

Nombre de fois

Flagellés-Ciliés-Amibes.	47	Total des Flagellés . .	= 97
Flagellés.	28	Total des Amibes. . .	= 63
Flagellés-Ciliés	11	Total des Ciliés . . .	= 58
Flagellés-Amibes . . .	11		——
Amibes	5	Total des 3 classes. .	= 218

Sur le nombre total, les Flagellés représentent le 44,5 %, les Amibes le 29 % et les Ciliés le 26 %.

Les Flagellés sont donc la classe la plus répandue ; puis viennent les Amibes et, enfin, les Ciliés. Le pourcent si rapproché des Amibes et des Ciliés ne doit pas nous surprendre, puisque nous les trouvons presque toujours associés dans les terrains contenant de la matière organique. La légère différence provient du fait que l'aire de dissémination des Amibes est un peu plus grande que celle des Ciliés, comme nous le verrons; mais, dans un terrain donné, le nombre des Ciliés est en général plus élevé que celui des Amibes (voir tableau général).

Nous avons vu, à propos des cultures, que de Bruyn (7) faisait des Ciliés la classe dominante des Protozoaires du sol, en montagne. Nous avons vu aussi que cette observation s'expliquait par la technique qu'il employait; je n'y reviens pas. Je note, en passant, que le même ordre, soit Ciliés, Flagellés et Amibes, a été donné par Yakimoff et Zéren (35). Ici, j'ouvrirai une parenthèse.

Martin et Lewin (23) font remarquer, avec raison, que les Protozoaires dominants, trouvés à l'état trophique par l'examen direct, peuvent être également la forme dominante, trouvée dans les cultures, mais que les résultats dépendent de la quantité d'eau contenue dans le sol et aussi du milieu de culture utilisé. Prenons, par exemple, un sol contenant de la matière organique (l'exemple est plus frappant que pour un autre sol). Qu'on l'examine pendant une période d'humidité normale, les Amibes seules pourront prendre la forme active, comme nous l'avons vu; elles seront la classe dominante. Mais, que ce même sol vienne à être saturé d'eau, Flagellés et Ciliés apparaîtront en plus grand nombre que les Amibes, d'où résultats différents. Bien plus, la répartition inégale des Protistes pourrait fausser les résultats.

De là, je le répète, la nécessité de multiplier les prises de terre dans

des sols très différents avant de déterminer la classe dominante: puis faire le plus d'examens possibles au même endroit, à cause de la répartition inégale; enfin utiliser un milieu de culture qui permette un développement égal des trois classes de Protozoaires, en ayant soin d'ensemencer en éprouvettes et sur plaques; l'infusion de foin à 10 %, nous l'avons vu, donne les meilleurs résultats.

4° Passons à la répartition spéciale de chaque classe de Protozoaires.

a) Flagellés. Sont répandus partout. Les genres trouvés sont représentés essentiellement, j'allais dire uniquement, par des *Bodo*, *Monas* et *Oicomonas*. J'ai trouvé aussi le *Peranema trichophorum* Ehbg. Enfin, une seule fois, dans les rocailles du Jardin alpin, des Euglènes (Obs. N° 4). Ce jardin possède un réservoir d'eau pour l'arrosage. Or, M. NICOLLIER, professeur, qui s'occupe de l'entretien du jardin, m'apprit qu'il avait isolé de l'eau du réservoir une *Euglena* sp. ? Je n'ai pas pu l'observer moi-même, malgré mes nombreuses préparations microscopiques et les cultures, mais, d'après M. NICOLLIER, l'Euglène qui colore l'eau en rouge aurait été inoculée au sol par l'arrosage.

b) Ciliés. Se rencontrent, à 5 exceptions près, uniquement dans les sols contenant de l'humus, des matières fécales ou recouverts de végétation. Le tableau suivant donne les moyennes des quantités obtenues pour chacun de ces sols et pour ceux sans végétation et sans matière organique.

Humus	Mat. fécales	Végétation	Sans végét. et mat. organique
2,35	3,94	2,5	0,23

Je constate une moyenne très faible pour les sols sans végétation et matière organique, la moyenne la plus forte pour les sols contenant des matières fécales, ce qui est logique. Quant aux deux autres moyennes, elles sont sensiblement égales, la petite augmentation pour les terrains recouverts de végétation provenant du fait que trois prises ont été effectuées dans des sols où les plantes étaient en voie de décomposition, réalisant de très près les conditions de l'humus (Obs. N° 114, 115 et 116). L'explication de cette sorte d'adaptation sera donnée plus loin.

Citons quelques genres et espèces trouvés. Les deux espèces les plus répandues sont *Colpoda cucullus* O.F.M. et *Colpoda steini*

Maup., cette dernière plus encore que la première. Elles formaient presque à elles seules toute la faune des Ciliés. Moins fréquent *Urotricha*. Assez fréquent *Oxytricha pellionella* O.F.M. Enfin, les Vorticelles, trouvées 12 fois, se répartissant comme suit : 7 fois près des chalets de Naye (Obs. N° 43, 50 à 53, 55, 57), 1 fois dans les rocailles du Jardin alpin (Obs. N° 6), 1 fois sur l'arête du Jardin alpin (Obs. N° 17), 1 fois au sommet (Obs. N° 37), 1 fois en-dessous de la gare (Obs. N° 116), 1 fois près du chalet de Chamossalaz (Obs. N° 123), toujours dans un sol contenant de la matière organique. Mais ce genre fait partie de la faune des mares et des étangs; je recherchai donc son foyer de dissémination dans les environs de Naye. Seul, près des Sautodoz, un petit lac artificiel, aménagé pour abreuver les Moutons, pouvait représenter le foyer en question. Huit prises furent faites aux abords immédiats de la mare, dans la vase même et dans le pré environnant (Obs. N° 100 à 107); aucune ne contenait des Vorticelles. De même, 3 prises, faites par M. le prof. GALLI-VALERIO, alors que le lac était à sec, restèrent négatives. Ce genre a donc son foyer de dissémination plus loin. Je signale, en passant, sa présence au Grammont (Obs. N° 143), à la Suche (Obs. N° 145), au Chalet de Draversay inférieur (Obs. N° 164). Quelques formes sporadiques ne purent être déterminées en raison de leur faible nombre.

c) Amibes. Comme les Ciliés, se rencontrent surtout dans les terrains contenant de la matière organique. J'établirai pour elles le même tableau que pour les Ciliés.

Humus	Mat. fécales	Végétation	Sans végét. et mat. organique.
2,34	2,72	1,68	0,78

En comparant ces moyennes avec celles des Ciliés, je constate une baisse sensible pour les sols avec matières fécales et végétation, moins forte pour les sols à humus, au contraire une augmentation pour les sols sans végétation et matière organique. J'explique cette diminution des trois premières moyennes par une multiplication beaucoup moins forte des Amibes, lorsque les circonstances le permettent, par rapport à celle des Ciliés. Par contre, la moyenne plus élevée pour les sols sans végétation et matière organique indique que l'aire de dissémination des Amibes est plus grande que celle des Ciliés.

Le type d'Amibes le plus commun est le type *Vahlkampfia*, dans lequel j'ai fait rentrer toutes les Amibes caractérisées par de très nombreux pseudopodes et un ectoplasme très distinct de l'endoplasme. Le type *Limax*, comprenant toutes les Amibes caractérisées par l'émission d'un seul pseudopode, en forme de doigt de gant. Je l'ai trouvé surtout près des chalets et sous les matières fécales. Je citerai, à ce propos, l'observation de D. et J. THOMSON (34) qui trouvaient, dans les sables d'Egypte, les *Limax*, surtout dans les endroits contaminés par les excréments humains et équins. Cette classification, très arbitraire je le reconnais, a du moins l'avantage d'éviter cette pulvérisation des espèces, si en vogue aujourd'hui. J'ai isolé, par contre, *Amoeba radiosa* Perty, espèce caractéristique par ses pseudopodes étoilés, de l'humus du Jardin alpin (Obs. N° 2 et 3) et du sommet (Obs. N° 35, 36 et 38).

Pourquoi cette répartition si inégale des trois classes de Protozoaires ? La réponse, je l'avoue, n'est pas aisée à trouver. Tout au plus puis-je émettre deux hypothèses, que voici :

Je constate tout d'abord que les Flagellés sont très répandus et, en général, très nombreux partout où on les rencontre ; puis que les Amibes ont une aire de dissémination inférieure à celle des Flagellés, mais supérieure à celle des Ciliés, leur nombre restant toutefois inférieur, en chaque endroit, à celui des Flagellés et des Ciliés ; enfin, que les Ciliés ont une aire de dissémination réduite, leur nombre étant parfois considérable dans les terrains contenant de la matière organique.

En second lieu, je constate que, dans les terrains sans végétation et matière organique, les Ciliés sont très peu nombreux, que les Amibes le sont plus et que les Flagellés sont proportionnellement aussi nombreux que dans les autres terrains.

Première hypothèse. Le nombre des kystes de Flagellés, transportés par le vent, serait très élevé ; celui des Amibes, plus faible ; enfin, celui des Ciliés, très faible.

Deuxième hypothèse. Le nombre des kystes transportés par le vent est très faible pour les trois classes de Protozoaires.

Dans l'un et l'autre cas, il faut se rappeler que la présence de matière organique favorise le développement des Bactéries, et par suite celui des Protozoaires, lorsque les conditions d'humidité se trouvent réalisées. Dans la première hypothèse, Amibes et Ciliés devraient leur nombre élevé à une multiplication locale intense,

dans des conditions presque nécessaires pour les Ciliés, tandis que le nombre des Flagellés serait celui des kystes apportés par le vent. Dans la seconde hypothèse, les possibilités de développement seraient différentes pour les trois classes de Protozoaires. Les Flagellés se multiplieraient aisément dans les conditions ordinaires du sol, l'humidité étant suffisante; les Amibes rechercheraient la présence de matière organique, mais pourraient encore se développer dans les sols ordinaires; les Ciliés, enfin, exigeraient la présence de matière organique et seraient, pour ainsi dire, adaptés aux terrains qui en contiennent.

La seconde hypothèse m'apparait plus logique, parce qu'elle fait appel aux rapports biologiques qui peuvent s'établir entre l'animal et le milieu où il vit.

Il m'a paru intéressant de parler à part de la faune des Protistes des grottes de Naye. 30 prises furent faites dans les endroits les plus divers. Il ressort de leur étude que les Protozoaires existent dans les grottes, quoique moins nombreux, et surtout très inégalement répartis. Les Flagellés y sont les plus nombreux, puis quelques petites Amibes que je n'ai pas pu déterminer, aucun Cilié, sauf dans une prise faite sur une marche des escaliers (Obs. N° 93), kystes ayant été apportés de l'extérieur par les visiteurs. Comment expliquer la présence de ces Protozoaires dans les grottes ? L'air seul, brassé continuellement par le courant ascendant, déjà signalé, peut amener des kystes du dehors, kystes très petits, vu la petitesse des formes observées (*Bodo*, *Monas* et petites Amibes). L'humidité constante qui y règne, sauf en hiver où le sol est gelé, entretenue par l'eau qui suinte des parois, peut permettre le développement de formes actives et leur multiplication, ce qui expliquerait le nombre relativement élevé de Flagellés, trouvé dans certaines prises.

En résumé, les Protozoaires sont très inégalement répartis aux Rochers de Naye. Les Flagellés sont les plus nombreux, puis viennent les Amibes et enfin les Ciliés. Ciliés et Amibes sont particulièrement abondants dans les terrains contenant de l'humus, des matières fécales et recouverts de végétation. Les genres trouvés aux Rochers de Naye appartiennent tous à la faune d'eau douce et n'ont pas le caractère d'un édaphon, d'une faune spécifique du sol avec genres et espèces adaptés à la vie terrestre; c'est du reste ce que remarquaient déjà Novikoff (25) et Alexeieff (1).

Variations des Protozoaires du sol sous l'action des agents naturels et artificiels.

Les agents naturels sont l'humidité, la chaleur et la sécheresse, le froid et le gel, la neige. Nous connaissons leur action sur les cultures; voyons ce qui en est du sol.

1° L'humidité. Nous savons maintenant qu'elle peut, dans un sol naturel, provoquer la mise en liberté des formes actives, lorsqu'elle atteint le degré voulu. Des expériences de laboratoire, faites par CUNNINGHAM (10), corroborent mes observations.

2° Les effets de la chaleur sur les kystes ont été étudiés, en cultures, par CUNNINGHAM et LÖHNIS (11). Voici leurs résultats.

Les kystes de Flagellés sont détruits à une température de 70 à 72°, ceux des Ciliés à 72° et ceux des Amibes à 72° également. Les kystes sont donc très résistants à la chaleur. Aux Rochers de Naye, j'ai relevé comme température maximum du sol 26° (Obs. n° 5). Cette température, bien inférieure à 72°, n'a eu aucune action sur les kystes, comme le montrent les résultats avec les cultures de cet échantillon de terre.

La sécheresse, même prolongée, n'exerce aucune action sur les kystes. Les échantillons de terre de DE BRUYN, datant de 1921, m'ont donné des cultures abondantes de Flagellés, Ciliés et Amibes, soit cinq ans après. NOVIKOFF (25) rapporte que des échantillons de sols, séchés artificiellement et conservés dix ans à l'institut agronomique de Moscou, contenaient encore des kystes vivants.

3° Le froid et le gel n'ont aucune action sur les kystes. Sans connaître la température minimum à laquelle ils puissent résister, je puis dire que NOVIKOFF (25) rapporte que des échantillons de sols congelés ont donné de belles cultures de Protistes, après le dégel. Je ne ferai que citer, pour mémoire, le travail si intéressant d'EFIMOFF (17), où l'auteur étudie la résistance de *Paramaecium caudatum*, à l'état actif, aux basses températures.

4° La neige, comme le gel, n'a aucune action sur les Protistes enkystés. Mais, contient-elle elle-même des kystes ? Quelques prises de neige fraîche et ancienne furent faites. J'ai pu constater que la neige fraîche ne contient pas de kystes (Obs. n° 127 à 129). Les kystes ne s'élèvent donc pas très haut dans l'air, puisqu'ils ne sont pas enfermés dans les cristaux. Des prises de neige, faites sur des

taches de neige ancienne, par M. le prof. Galli-Valerio et par moi-même (Obs. nº 130), restèrent négatives.

Mais il ne faudrait pas conclure à l'inexistence totale de kystes dans la neige, prise sur des flaques. En effet, sur 7 prises que j'ai faites au Col de Sonloup (1150 m.), sur différentes taches de neige très exposées au vent d'ouest, 6 présentèrent des Protozoaires. Le vent avait soufflé sur le sol découvert et soulevé des kystes, qui s'étaient déposés ensuite sur la neige.

L'homme, en marchant sur la neige, peut y apporter des kystes avec la terre attachée à ses souliers (Obs. nº 126). Même remarque pour un échantillon de neige, prélevé par M. le prof. Galli-Valerio aux abords d'un chalet fréquenté par des skieurs et entouré par le sol découvert.

Quant aux agents artificiels, ils sont représentés par les substances chimiques et par la culture du sol.

Puisque nous avons admis que les Protozoaires ne détruisent pas les Bactéries au point de nuire à l'agriculture, l'usage de substances chimiques, pour la stérilisation partielle, est illusoire. Du reste, je me demande, comme Mathews (24), si elles n'ont pas une action, dans le sens d'une simple modification chimique du sol, favorable au développement des Bactéries de la nitrification.

La culture a pour effet de défaire les mottes de terre, d'en détacher les kystes qui pourront ensuite prendre la forme active, lorsque l'humidité sera suffisante; la fumure augmentera alors la multiplication; aussi n'est-il pas étonnant que Sandon et Cutler (30) affirment que les sols cultivés depuis plusieurs années sont ceux dont la faune protistique est la plus riche.

Cutler, Crump et Sandon (15), enfin, ont constaté des variations saisonnières et même journalières des Protozoaires du sol. Ils indiquent un minimum à fin février et un maximum à fin novembre, alors que Coppa (9), au contraire, fixe le minimum en octobre et le maximum en juin. Les résumés consultés n'indiquent pas leurs méthodes d'observation, mais je trouve ces constatations douteuses, parce qu'il est impossible d'observer un sol d'une façon suivie, d'y déterminer chaque fois le nombre de Protozoaires sans commettre des erreurs à cause de la répartition qualitative et quantitative si inégale des Protozoaires. On peut tout au plus admettre que pendant les périodes d'humidité le nombre des Protozoaires augmente dans un endroit donné par la multiplication des formes actives, puis,

que ce nombre reste stationnaire, dès que la sécheresse ou le gel, qui n'ont aucune action sur les kystes, surviennent, arrêtant toute vie active.

Dissémination des Protozoaires du sol.

La faune des Protozoaires du sol, étant celle d'eau douce réduite pour les Rochers de Naye, l'air seul peut être l'agent de dissémination le plus important à cette altitude. En effet, lorsque les étangs et les mares, les queues de lacs, les petites quantités d'eau quelconques, le sol même, viennent à se dessécher, les Protozoaires s'enkystent sur les particules de terre ou tout autre substance solide. Que le vent vienne à souffler un peu fort, il soulèvera ces fines particules de terre et les kystes qui y adhèrent, et les disséminera.

Je ne fus pas peu étonné de lire un travail de doctorat, présenté à la Faculté des Sciences de l'Université d'Heidelberg, par PUSCHKAREW (27), où l'auteur n'attribue que fort peu d'action à l'air dans la dissémination des Protozoaires d'eau douce. Il fait remarquer que ses recherches ont été faites dans un territoire où toutes les conditions favorables à une telle dissémination existaient. Ses méthodes de recherches consistaient en prises de poussière, d'eau de pluie et surtout d'air, ces dernières au moyen de pompes aspirantes. Voici les résultats qu'il a obtenus: 13 espèces seulement de Protozoaires furent trouvées, représentant, dit-il, le 1,9 % des Protistes d'eau douce. Aussi, conclut-il que le cosmopolisme des Protozoaires d'eau douce n'est pas dû à la dissémination par le vent; il doit entrer en jeu d'autres facteurs (que l'auteur n'indique pas).

Ce travail a le mérite d'établir deux faits précis. Le premier est que les périodes de sécheresse sont les plus favorables à la dissémination des Protozoaires; le second, que les chutes de pluie ont pour effet de laver l'air et de précipiter sur le sol les kystes qui s'y trouvent. J'ajouterai que le sol gelé ou recouvert de neige empêche complètement le transport par le vent, les kystes étant retenus prisonniers dans les particules de terre, ou simplement recouverts par la neige.

Ceci dit, que penser des conclusions de PUSCHKAREW ? Je les trouve par trop audacieuses. Comment donc, d'après lui, expliquer la présence, à l'altitude de 3107 m., de kystes de Ciliés ? Comment seraient parvenus les Flagellés et les Amibes dans les endroits retirés des grottes, sans contact possible avec l'homme et les animaux, si

ce n'est par l'air ? Enfin, je ne m'expliquerais pas la présence de Vorticelles au sommet de Naye. Non, l'air est certainement l'agent le plus important dans cette dissémination des Protozoaires, je ne dis pas le seul, comme nous allons le voir. Pourrait-on expliquer ses conclusions, en admettant que le nombre des kystes transportés par l'air n'est pas élevé, hypothèse que j'ai émise pour expliquer la répartition inégale des Protozoaires aux Rochers de Naye ? Je le crois, les résultats de ses expériences semblant le démontrer.

Après l'air, l'eau doit être prise en considération, non pas pour en faire l'agent le plus important, comme l'a voulu Coppa (9), qui étudiait des terrains traversés par le Tessin. En effet, que l'eau des fleuves, rivières et ruisseaux, puisse disséminer les kystes, lors des crues surtout, c'est entendu; mais leur action ne peut être généralisée. Aux Rochers de Naye, l'eau de ruissellement peut être un agent de dissémination locale, mais rien d'autre. Dans tous les cas, elle ne remplace pas l'air.

Un autre moyen de transport serait représenté par les Oiseaux aquatiques, comme Guerne, cité par Brand (5), a pu le constater, en examinant leurs pattes. Il a trouvé, en effet, de nombreux kystes de Protozoaires à côté de débris d'Algues inférieures, ce qui a permis à certains botanistes de faire des Oiseaux migrateurs aquatiques l'agent de transport de ces Algues. Mais pour les Rochers de Naye, qui ne possèdent pas de lacs situés sur le trajet des passes, ce moyen ne peut être admis.

J'ai examiné, à leur point de départ du sol, les empreintes de pattes sur la neige d'un Oiseau très fréquent aux Rochers de Naye, le Chocard alpin *(Pyrrhocorax alpinus)*. Deux prises (Obs. Nos 124 et 125) restèrent négatives, de même que d'empreintes de pattes de Gros coq de bruyère *(Tetrao urogallus)*, et d'Écureuil *(Sciurus vulgaris)*.

L'homme, par ses souliers, est un agent de dissémination locale (Obs. No 126).

Un dernier moyen à envisager aux Rochers de Naye est représenté par les matières fécales d'Oiseaux et de Mammifères.

Dans le premier cas, mes observations portèrent sur 4 matières fécales de Lagopède alpin *(Lagopus mutus)* et 1 de Chocard (Obs. Nos 136 à 140). L'intérieur seul était ensemencé, des kystes provenant du sol pouvant adhérer à la surface externe. Sauf une (Obs. No 140) de Lagopède alpin, qui présentait des Ciliés, constata-

tion que je crois exacte à cause d'une observation de M. le prof. GALLI-VALERIO (Centr. Bl. für Bakt. Abt. 1. Originale. Bd. 75. 1914. p. 50), relative aux kystes de *Bodo ovatus*, trouvés dans les matières fécales de *Lagopus mutus*, toutes sont restées négatives. Seules les fèces de Chocard n'ont pu être retenues, parce que trop écrasées pour permettre l'ensemencement obligatoire de l'intérieur seulement.

Restèrent négatives les matières fécales rapportées par M. le prof. GALLI-VALERIO, se répartissant comme suit : Lagopède alpin : 4; Petit coq de bruyère (*Lyrurus tetrix*) : 1; Gros coq de bruyère : 4.

Les matières fécales d'Oiseaux ne doivent jouer qu'un rôle minime dans la dissémination des Protozoaires du sol.

Dans le deuxième cas, les examens portèrent sur des matières fécales de Lièvre variable (*Lepus variabilis*), de Chien (*Canis familiaris*), de Mouton (*Ovis domesticus*), déposées, soit sur la terre (Obs. Nos 131 et 135), soit sur la neige (Obs. Nos 132 à 134). Même technique que pour les matières fécales d'Oiseaux. Résultats négatifs, sauf pour l'observation No 131, dus à une erreur de technique.

Pour compléter mes recherches, M. le prof. GALLI-VALERIO me rapporta toutes les matières fécales qu'il trouva et me soumit celles qu'on lui envoya, aux fins d'examen parasitologique. Je pus faire encore 11 examens, se répartissant comme suit :

	Nombre d'examens	
Chamois (*Capella rupicapra*)	1	Flagellés et Ciliés.
Chevreuil (*Cervus capreolus*)	2	Flagellés et Ciliés.
Chèvre (*Capra domestica*)	1	Flagellés.
Mouton (*Ovis domesticus*)	1	Flagellés et Amibes.
Marmotte (*Arctomys marmota*)	1	Flagellés.
Lièvre variable (*Lepus variabilis*)	1	—
Lièvre gris (*Lepus timidus*)	1	—
Martre (*Martes abietum*)	1	Flagellés.
Renard (*Canis vulpes*)	1	Flagellés.
Loutre (*Lutra vulgaris*)	1	Flagellés (?).

Il ressort de ce tableau que toutes les matières fécales de Ruminants renfermaient des kystes, ingérés sans doute en broutant.

Parmi les Rongeurs, celles de la Marmotte en contenaient, ce qui s'explique par le fait qu'elle se creuse un trou, en s'aidant de ses pattes et de ses dents. Il en est de même du Renard, parmi les carnassiers. Par contre, je n'arrive pas à m'expliquer la présence de kystes dans les matières fécales de Martre. Les fèces de Loutre ne purent être retenues, pour les mêmes raisons qui m'ont fait éliminer celles de Chocard.

Les matières fécales de Mammifères peuvent jouer un rôle dans le sens d'une dissémination locale. Nous savons, d'autre part, qu'elles représentent pour les Protozoaires du sol, Amibes et Ciliés surtout, un milieu très favorable, lorsque les conditions d'humidité sont suffisantes.

Conclusions générales.

I. Les Protozoaires du sol sont très répandus aux Rochers de Naye.

II. Leur répartition est très inégale dans le massif même des Rochers de Naye.

1. Les Flagellés sont répandus partout.
2. Les Ciliés et les Amibes sont particulièrement abondants dans les endroits contenant de la matière organique. Les Ciliés s'y rencontrent presque exclusivement, tandis que les Amibes ont une aire de dissémination un peu plus grande.
3. Toutes les formes sont ubiquistes et appartiennent à la faune d'eau douce. Toutefois, seuls les genres à kystes légers semblent parvenir à cette altitude.

III. Quant à l'état dans lequel se trouvent les Protozoaires du sol, je dirai que:

1. Dans un sol sec, l'existence de formes actives est inadmissible.
2. Dans un sol, normalement humide, c'est à dire sans formation de gouttelettes d'eau entre les grains de terre, seule la présence de formes actives d'Amibes est admissible.
3. Dans un sol saturé d'eau, c'est à dire dès la formation de gouttelettes d'eau, les Protozoaires ne prennent la forme active que si les Bactéries existent. Même dans ce cas, leur nombre ne doit pas être grand.

4. Dans les deux premiers cas, les Protozoaires ne jouent aucun rôle dans la vie du sol. Dans le troisième, même s'ils arrivent momentanément à se multiplier et à détruire les Bactéries utiles, leur rôle ne doit pas être élevé à celui d'un « facteur limitant l'activité bactérienne du sol ».

IV. Le froid et la sécheresse n'ont aucune action sur les kystes. Seule l'humidité provoque la mise en liberté des formes actives. La neige fraîche ne contient pas de kystes. Il n'en est pas de même d'une neige souillée secondairement.

V. L'air est l'agent de dissémination des kystes le plus important. L'eau, l'homme avec ses souliers, les Mammifères et, dans certains cas, les Oiseaux, par leurs matières fécales, sont des agents de dissémination locale.

VI. Au point de vue des cultures, l'infusion de foin à 10 % s'est montrée le milieu le plus favorable. Un double ensemencement, en éprouvettes et sur plaques, a été reconnu nécessaire pour obtenir un développement égal des trois classes de Protozoaires. Le développement débutait normalement deux jours après l'ensemencement. L'ordre d'apparition des trois classes fut, en général: Flagellés, Ciliés, Amibes.

Au cours de mes recherches, j'ai pu constater que:

1. Les Protozoaires du sol n'existent pas dans les différentes couches de tourbe.

2. Les Nématodes et les Rotateurs sont fréquents près des chalets.

3. Les Blastomycètes sont très répandus sur le sol, voire même sur la neige, mais sont moins nombreux dans les grottes. Les Hyphomycètes, par contre, sont moins répandus, mais prédominent dans les endroits humides. Les Oscillariées sont assez fréquentes. Le *Bacillus subtilis* et de gros Streptocoques abondent sous et dans les matières fécales.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Les astérisques indiquent que les articles ont été consultés dans des résumés.

1. ALEXEIEFF, A. *A propos des « Protozoaires du sol »*. C. R. Soc. Biol. Tome 2, 1923, p. 795.

* 2. ALLISON, R. V. *A note on the Protozoan fauna of the soils of the United States.* Rev. intern. de renseignements agric. Vol. 3, N° 2, 1925, p. 461.

* 3. ALLISON, R.V. *As note on the Protozoan fauna of the soils of the United States.* Bull. Institut Pasteur, Tome 23, 1925, p. 304.

4. BORNAND, R. *Une année d'observations sur les variations des germes de l'air aux Rochers de Naye.* Revue suisse d'Hygiène, 5me année, 1925, p. 267.

5. BRAND, F. *Analyse der aerophilen Grünalgenanflüge, insbesondere der Protopleurococoiden.* Arch. für Protistenkunde, Bd. 52, 1925, p. 265.

6. BRONN'S, H.G. *Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs.* (BÜTSCHLI, O. Bd. 1. *Protozoa.* Abt. 1. *Sarkodina und Sporozoa;* Abt. 2. *Mastigophora;* Abt. 3. *Infusoria und System der Radiolaria.)* Leipzig et Heidelberg. 1889.

7. BRUYN (de), H.W.K.H. *Ueber die Verbreitung von Boden-Protozoen in den Alpen.* Centr. Bl. für Bakt. Abt. 2, Bd. 56, 1922, p. 12.

8. CLEVELAND, L.R. *Toxicity of oxygen for Protozoa in vivo and in vitro: animals defaunated without injury.* The School of Hyg. and Public Health, Vol. 6, 1924-1925. Article L.

9. COPPA, A. *Recherches sur les Protozoaires des eaux de la rivière Tessin (Italie) et des terrains arrosés par elle.* Bull. mens. des renseignements agricoles et maladies des plantes, N° 2, 1921, p. 1467.

10. CUNNINGHAM, A. *Studies on soil Protozoa. II. some of the activities of Protozoa.* Centr. Bl. für Bakt. Abt. 2, Bd. 42, 1915, p. 8.

11. CUNNINGHAM, A. et LÖHNIS, F. *Studies on soil Protozoa. I. The growth of Protozoa on various media and the effect of earth on active and encysted forms.* Centr. Bl. für Bakt. Abt. 2, Bd. 39, 1913-1914, p. 596.

* 12. CUTLER, D.W. *The action of Protozoa on Bacteria when inoculated into sterile soil.* Rev. intern. de renseignements agric. Vol. 3, n° 2, 1925, p. 462.

* 13. CUTLER, D.W. *A method for estimating the number of active Protozoa in the soil.* Bull. Institut Pasteur, Tome 19, 1921, p. 669.

* 14. Cutler, D.W. et Crump, L.M. *Daily periodicity and the numbers of active soil Flagellates: with a brief note on the relation of trophic Amoebae and Bacterial numbers.* Bull. Institut Pasteur, Tome 19, 1921, p. 670.

* 15. Cutler, D.W., Crump, L.M. et Sandon, H. *A quantitative investigation of the Bacterial and Protozoan population of the soil, with an account of the Protozoan fauna.* Bull. Institut Pasteur, Tome 21, 1923, p. 719.

16. Doflein, F. *Lehrbuch der Protozoenkunde.* Jena, 1916, 4me éd.

17. Efimoff, W.W. *Ueber Ausfrieren und Ueberkältung der Protozoen.* Arch. für Protistenkunde, Bd. 49, 1924, p. 433.

* 18. Fantham, H.B. et Taylor, E. *Some Protozoa found in certain South African soil.* Bull. Institut Pasteur, Tome 21, 1923, p. 721.

* 19. Hills, J.L. *The relations of Protozoa to certain groups of soil Bacteria.* Bull. Institut Pasteur, Tome 17, 1919, p. 60.

20. Killer, J. *Die Zählung der Protozoen im Boden.* Centr. Bl. für Bakt. Abt. 2, Bd. 37, 1913, p. 521.

* 21. Kopeloff, W., Lint, H.C. et Colemann, D.A. *Nouvelles méthodes pour l'étude des Protozoaires du sol.* Bull. mens. des renseignements agricoles et maladies des plantes, No 2, 1915, p. 1564.

* 22. Kopeloff, W., Lint, H.C. et Colemann, D.A. *A review of investigations soil Protozoa and soil sterilization.* Bull. Institut Pasteur, Tome 15, 1917, p. 743.

* 23. Martin, C.H. et Lewin, R. *Méthodes d'examen des Protozoaires du sol.* Bull. mens. des renseignements agricoles et maladies des plantes, No 6, 1915, p. 861.

* 24. Mathews, A. *Partial sterilisation of soil by antiseptics.* Rev. intern. de renseignements agric. Vol. 3, No 1, 1925, p. 164.

* 25. Novikoff, N. *Die Bodenprotozoen und ihre Bedeutung für die Bodenkultur.* Rev. intern. de renseignements agric. Vol. 3, No 1, 1925, p. 161.

* 26. Perey, M. *Les Protozoaires du sol (Etat actuel de la question et quelques récentes observations).* Rev. intern. de renseignements agric. Vol. 1, No 2, 1923, p. 380.

27. Puschkarew, B.M. *Ueber die Verbreitung der Süsswasser-Protozoen durch die Luft.* Heidelberg, 1913.

* 28. Rivière, G. et Richard, G. *La stérilisation partielle du sol.* Bull. Institut Pasteur, Tome 20, 1922, p. 961.

29. Russell, E.J. *La stérilisation partielle du sol: travaux récents de la Station d'expériences agricoles de Rothamsted (Angleterre).* Bull. mens. des renseignements agricoles et maladies des plantes, No 5, 1917, p. 693.

* 30. Sandon, H. et Cutler, D.W. *Some Protozoa from the soils collected by the « Quest Expedition »*. Rev. intern. de renseignements agric. Vol. 3, N° 2, 1925, p. 466.

31. Severtzoff, L.B. *Method of counting, culture medium and pure cultures of soil Amoebae.* Centr. Bl. für Bakt. Abt. 1. Originale. Bd. 92, 1924, p. 151.

* 32. Sherman, M. *Studies of soil Protozoa and their relation to the Bacterial flora.* Bull. Institut Pasteur, Tome 15, 1917, p. 746.

* 33. Sherman, M. *Studies of soil Protozoa and their relation to the Bacterial flora.* Bull. Institut Pasteur, Tome 17, 1919, p. 60.

* 34. Thomson, D. et Thomson, J.G. *Protozoological Researches including investigations on the sand in Egypt, undertaken to elucidate the mode of spread of Amoebic dysentry and the Flagellates diarrhoeas: with conclusions regarding the sanitary measures necessary to prevent these diseases.* Bull. Institut Pasteur, Tome 15, 1917, p. 337.

* 35. Yakimoff, W.L. et Zérèn, S. *Contribution à l'étude des Protozoaires des sols de Russie. 1re communication : les Protozoaires de Pétrograd et du gouvernement de Pétrograd.* Bull. Institut Pasteur, Tome 23, 1925, p. 305.

Vol. 34, n° 4. — Mars 1927.

Addition à la faune erpétologique de la Nouvelle-Guinée

par

Jean ROUX

Muséum d'Histoire naturelle, Bâle.

Avec 1 figure dans le texte.

La collection erpétologique du Musée de Bâle s'est enrichie dernièrement de quelques espèces intéressantes de Reptiles et Amphibiens de la Nouvelle-Guinée, offertes par M. le Dr P. Wirz, à qui sont dues déjà maintes heureuses trouvailles.

Le dernier lot envoyé par M. le Dr P. Wirz renferme les espèces qu'il a récoltées lui-même dans la région avoisinant le lac Sentani, dans la Nouvelle-Guinée hollandaise septentrionale. A côté d'espèces déjà connues, ce lot contient un nouveau Lézard du genre *Lygosoma*, une nouvelle espèce de Batracien appartenant au genre *Hyla* et enfin un spécimen d'un Amphibien fort rare, puisque c'est le deuxième exemplaire mentionné pour la Nouvelle-Guinée, le *Phanerotis fletcheri* Blgr., signalé tout d'abord en Australie. Nous décrirons en détail cet exemplaire, en le considérant comme sous-espèce particulière de la forme continentale australienne. Nous donnons ici les diagnoses de ces 3 espèces.

Lygosoma (Lygosoma) comtum n. sp.

Description. Tête plutôt déprimée, museau pointu, aussi long que la fente orbitaire. Tympan ovale-triangulaire, un peu plus petit que l'œil, mais relativement grand pour la petitesse du corps.

Narine percée dans la nasale. Rostrale grande, 2 fois plus large que haute, occupant toute l'extrémité du museau, visible d'en haut, formant avec la fronto-nasale une large suture. Fronto-nasale plus large que longue, formant en arrière une large suture avec la frontale. Préfrontales petites et largement séparées. Frontale de même largeur que la région supra-oculaire, aussi longue que les fronto-pariétales et l'interpariétale prises ensemble; elle est en contact avec la 1re supraciliaire et les 2 premières supraoculaires. 4 supra-oculaires. 7 supraciliaires. 2 frontopariétales plus longues que larges, séparées par l'interpariétale. Pariétales en contact en arrière de l'interpariétale. 3 à 4 paires de nuchales, peu différentes des rangées suivantes; 6 supra-labiales, la quatrième sous l'œil. Sous-labiales au nombre de cinq. Mentale grande, suivie en arrière d'une écaille impaire, puis d'une autre paire d'écailles en contact.

Corps modérément long; distance entre l'extrémité du museau et le membre antérieur légèrement plus courte que celle séparant le membre antérieur du postérieur. 22 écailles lisses autour du corps, les deux rangées médio-dorsales un peu élargies, dorsales légèrement plus grandes que les latérales. Préanales non élargies. Queue subégale en longueur à la tête et au tronc pris ensemble.

Membres courts, ne se touchant pas quand on les ramène l'un vers l'autre sur le côté du corps. Doigts courts, comprimés. Orteils un peu plus allongés, le quatrième plus long que le troisième et portant 15 à 17 lamelles lisses à sa face inférieure.

Partie supérieure du corps de fond jaunâtre, avec de petits macules bruns; une ligne de ces macules entoure la plupart des écailles dorsales près de leur bord libre. Une série dorso-latérale de taches brunes un peu plus grandes, de chaque côté du corps, formant une ligne peu accusée. Région supraoculaire gris foncé. Rostrale et labiales tachées de brun.

Face ventrale blanche, uniforme.

Cette nouvelle espèce vient se placer près de *L. oligolepis* Blgr.: elle en diffère par le nombre plus faible des écailles autour du corps, le nombre plus grand des lamelles subdigitales et par sa coloration.

Dimensions. Tête et tronc, longueur: 30mm; tête, long.: 7mm, larg.: 4mm,5; membre ant., long.: 7mm, membre post., long.: 9mm,5. Queue, long.: 29mm.

Localité. Région du lac Sentani, 1 ex.

Hyla wirzi n. sp.

Description. Langue ovale, largement incisée en arrière. Dents vomériennes en 2 forts groupes placés obliquement entre les choanes. Tête très légèrement plus longue que large. Museau acuminé, proéminent, ayant $1^1/_2$ fois la longueur de l'orbite. Canthus rostralis bien accusé. Région loréale oblique, légèrement concave. Narine environ 2 fois plus près de l'extrémité du museau que de l'œil. Distance entre l'œil et la narine égale à la longueur de l'œil. Espace interorbitaire $1^1/_4$ fois aussi large que la paupière supérieure. Tympan distinct, son diamètre étant les $^3/_5$ de l'œil. Doigts avec un rudiment basal de membrane, le premier plus court que le deuxième; les disques digitaux larges, ayant un peu plus de la moitié du diamètre du tympan, celui du doigt 1 un peu moins large. Orteils largement palmés, la membrane atteignant la base des disques sur le côté interne des doigts 1, 2, 3 et 5, mais laissant libres les 2 phalanges terminales de l'orteil 4. Disques des orteils légèrement plus petits que ceux des doigts. Un tubercule métatarsien interne, de forme ovale, allongé, sa longueur égalant le diamètre du disque de l'orteil 1. Pas de tubercule métatarsien externe, pas de pli tarsien. Le membre postérieur est long, l'articulation tibio-tarsienne atteint un peu au-delà du bout du museau. Tibia plus court que la distance de l'occiput à l'anus. Peau de la face dorsale lisse, de très petits tubercules, visibles à la loupe seulement, peu nombreux, sont disséminés sur le milieu du dos. Un pli arqué part du bord postérieur de l'orbite, contourne le tympan et s'incline, en s'élargissant un peu vers l'épaule où il se termine. Côtés du corps lisses, puis plus bas faiblement granuleux. Face ventrale et face inférieure des cuisses granuleuses, de même que la gorge; la poitrine, par contre, est lisse et munie de plis transversaux irréguliers.

Face dorsale et côtés du corps grisâtres avec marbrures indistinctes plus foncées. Une bande transversale peu visible entre les yeux et une tache arquée sur l'occiput, se réunissant plus ou moins distinctement à la précédente. Une ligne noirâtre suit le bourrelet arqué au dessus du tympan. Région périanale gris foncé, surmontée d'une zône claire. Membres antérieurs avec quelques macules foncées. Cuisses et tibias d'un gris clair avec bandes transversales plus foncées, mais cependant peu apparentes; on en compte

4 sur la cuisse et 3 sur le tibia. Face ventrale d'un gris jaunâtre, ainsi que les pattes. Face inférieure des cuisses plus foncées, brunes, cette couleur s'étendant en partie sur la face postérieure. Dans le tableau synoptique qu'a donné P. N. van Kampen [1], cette espèce vient se placer près de *Hyla jeudi* Werner, dont elle diffère par plusieurs caractères tirés du museau, des dents vomériennes, des proportions des membres postérieurs et par la coloration.

Dimensions. Longueur, museau-anus : 52mm ; tête, longueur : 19mm ; largeur : 18mm ; longueur du membre postérieur : 82mm ; tibia : 27mm. Le second exemplaire a 47mm de longueur.

Localité. Région du lac Sentani, Nouvelle-Guinée hollandaise septentrionale, 2 ♂.

Phanerotis fletcheri Blgr. subsp. *papuana* n. subsp. (fig. 1).

Cette espèce rare, décrite primitivement de l'Australie (N. S. Wales) par Boulenger [2], a été signalée également par Andersson en Nouvelle-Guinée allemande [3], puis, par le même auteur, dans le sud du Queensland [4]. Fry la signale à son tour aussi du N. S. Wales [5]. Andersson a déjà fait remarquer que l'exemplaire provenant de Bogadjim, près de Stephansort (Nouvelle-Guinée allemande) ne coïncidait pas tout à fait avec la description initiale de Boulenger. Il a, en particulier, attiré l'attention sur la présence, chez le spécimen papou, d'un omosternum qui, bien que faiblement développé, ne peut cependant pas être appelé « rudimentaire ». Il admet pourtant, après un examen du genre voisin *Cryptotis*, que des variations soient possibles dans le degré de développement de cette partie de la ceinture scapulaire. Il faut cependant remarquer que Boulenger décrit l'omosternum comme « rudimentaire » chez le spécimen type qui a une longueur de 33 mm., tandis que cet omosternum est

[1] Van Kampen, P. N. *The Amphibia of the Indo-australian Archipelago*, 1923. Leiden, p. 26.

[2] Boulenger, G. A.: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) 5. 1890, p. 593.

[3] Andersson, L. G.: in Jahrbuch. Nassau. Ver. Naturkunde, Wiesbaden. 66 Jahrg. 1913, p. 75

[4] Andersson, L. G.: K. Svensk. Vetensk. Akad. Handling. Stockholm, Bd. 52, 1916, p. 10, Pl. I, fig. 3*a-c*.

[5] Fry, D. B.: Proceed. Roy. Soc. Queensland, vol. 27, Brisbane, 1925, p. 69, fig. 1.

pourtant, au dire même d'Andersson (loc. cit.), « well developed and in no case very small and rudimentary » (p. 10), chez un jeune exemplaire, long de 20 mm. seulement, provenant du Queensland.

Quoi qu'il en soit, nous avons trouvé, chez l'individu décrit plus loin, un omosternum dont la forme et le degré de développement répondent absolument, comme du reste toute la ceinture scapulaire, à la figure que donne Andersson dans son travail (loc. cit. Pl. I, fig. 3*b*). Ajoutons que les diapophyses des vertèbres sacrées ne sont que faiblement dilatées. Tant que le nombre des individus récoltés ne sera pas plus grand, il ne sera pas possible de déterminer exactement la position systématique de la forme papoue par rapport à la forme australienne. C'est pour cette raison que nous laissons notre spécimen papou dans le genre *Phanerotis* et l'espèce *fletcheri*. Nous nous bornerons, pour marquer les différences qu'il affecte avec l'espèce type australienne, à le considérer comme une sous-espèce de *P. fletcheri* que nous nommons *papuana*, caractérisée surtout par l'abondance et la disposition des plis glandulaires dorsaux.

Description. Langue ovale, un peu plus longue que large, très faiblement échancrée en arrière, où elle présente une petite portion libre. Dents vomériennes en 2 longues séries transversales en arrière des choanes. Tête aussi longue que large, assez haute. Museau obtus, légèrement plus long que le diamètre longitudinal de l'œil. Narine tout près de l'extrémité du museau. Canthus rostralis bien marqué. Région loréale haute, oblique, quelque peu concave. Oeil grand, proéminent, à pupille horizontale; espace interorbitaire plus petit que la largeur de la paupière supérieure. Tympan bien visible, ovale, un peu plus haut que long, sa hauteur un peu supérieure à la demi-longueur de l'œil.

Doigts et orteils légèrement dilatés à leur extrémité; le premier doigt égal au deuxième. Tubercules subarticulaires très saillants. Orteils distinctement palmés à leur base; un tubercule métatarsien interne ovale, allongé, ayant environ la demi-longueur de l'orteil 1. Quand le membre postérieur est ramené en avant, le talon atteint un peu au delà du bout du museau. Longueur du tibia subégale à celle du tronc. Chez notre exemplaire, la peau ne peut être appelée « granuleuse ». Elle est lisse, mais couverte d'une quantité de petites aspérités pointues ou — lorsqu'elles sont un peu plus grandes, comme sur la paupière supérieure par exemple — émoussées à leur extrémité.

Ces aspérités sont également bien développées sur les membres, particulièrement sur le tibia. Au talon se trouve un petit appendice cylindrique, bien développé, plus long que les autres aspérités. Le dessus du corps présente, en outre, des plis ou bourrelets étroits qui font saillie (voir fig. 1). On en remarque dans la région interorbitaire, où ils affectent la forme d'un ⊓, puis il s'en trouve tout une série

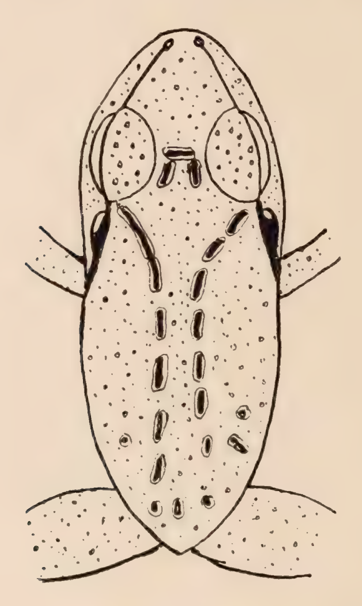


FIG. 1.
Phanerotis fletcheri subsp. *papuana*, × 3.

dans la région médio-dorsale; ils sont arrangés sur deux lignes qui, partant de derrière l'orbite, se rapprochent l'une de l'autre sans se rencontrer, puis se poursuivent à peu près parallèles, jusque dans la région lombaire. Dans cette partie, on remarque en outre quelques courtes crêtes secondaires, obliques. Un autre repli part de l'œil pour aboutir, en passant au-dessus du tympan, sur le milieu des flancs, où il s'atténue peu à peu.

La face ventrale est lisse, mais les cuisses sont granuleuses dans leur portion médio-postérieure.

Ce spécimen ne peut pas être décrit comme *brun* (couleur du type), il est décidément gris clair. Sur ce ton gris se détachent plusieurs taches noires et macules d'un gris noirâtre. Sur la face

supérieure, on remarque tout d'abord que toutes les lignes en relief, ou bourrelets dorsaux, sont entourés d'une fine bordure noire. Le pli orbito-tympanique est bordé de noir en dessous; cette couleur s'étale en une grosse tache en arrière de l'œil, sur la moitié supérieure du tympan. Au-dessous de la terminaison de cette ligne glandulaire, on voit encore, de chaque côté, en arrière du membre antérieur, une ou deux taches noires. Quelques barres larges, d'un gris foncé sur les côtés du museau, l'une à l'extrémité même, l'autre sous l'œil, et une plus petite, intermédiaire, de chaque côté. Face inférieure du corps gris blanchâtre, sans taches. Membre antérieur gris, quelques petits macules noirs sur la face antérieure du bras; avant-bras avec 2 larges anneaux gris foncé sur le devant; en arrière et au coude, une tache longitudinale d'un gris noirâtre. Doigts annelés de gris noirâtre, gris clair en dessous. Membre postérieur gris; cuisses gris clair en dessus, avec 2 bandes transversales un peu plus foncées, peu distinctes, leur face postérieure d'un brun noir, cette couleur occupant aussi le champ anal et étant bien délimitée en dessus et en dessous. Tibia gris clair en dessus, avec faible indication d'une bande oblique un peu plus foncée. Genou noir. En dessous le tibia est gris, avec une bande longitudinale gris foncé sur le côté externe. Articulation tibio-tarsienne noire en dessous, ainsi que la partie inférieure du tarse. En dessus le tarse est gris, cette couleur formant aussi un liséré inférieur sur le côté externe du tarse et sur le cinquième orteil. Plante du pied et dessous des orteils gris foncé.

Cette sous-espèce diffère de l'espèce type par sa coloration et par la constitution de la peau.

Dimensions. ♀ juv.: longueur museau-anus: 23 mm.; tête, longueur: 10^{mm}, largeur: 10^{mm}, museau, longueur: 4^{mm},5; œil, longueur: 4^{mm}; membre antérieur, longueur: 15^{mm}; membre postérieur: 36^{mm}; tibia: 13^{mm},5; tarse et quatrième orteil, longueur: 15^{mm}.

Localité. Région du lac Sentani, Nouvelle-Guinée hollandaise septentrionale, 1 ♀ juv.

Remarque. Dans sa monographie: *Anura I*, p. 535 (Das Tierreich, Lief-46, Berlin, 1923), NIEDEN a réuni le genre *Phanerotis* au genre *Ranaster* W. Mc. Leay, ce qui demande encore confirmation.

Vol. 34, nº 5. — Mai 1927.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Berne les 26 et 27 mars 1927.

Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles : détermination et potentialités des régénérats.

par

Emile GUYÉNOT

Avec 10 figures dans le texte.

Lorsqu'on a amputé une patte de Triton, en ne laissant, par exemple, qu'une partie de l'épaule, il se forme, à ce niveau, un massif cellulaire, un blastème, qui jouit de la remarquable propriété de régénérer entièrement un membre nouveau, avec la forme extérieure, les muscles, les os, les vaisseaux et les nerfs qui caractérisaient le membre extirpé. Quels sont les facteurs qui conditionnent la croissance de ce régénérat, en fixent l'orientation, en déterminent la différenciation progressive ? C'est ce problème, à la solution duquel mes collaborateurs et moi-même avons travaillé dans les dernières années, que je veux envisager ici, en le limitant strictement au cas des Batraciens Urodèles.

Pour répondre à la question posée, on a souvent comparé les cellules constitutives du régénérat à des éléments embryonnaires, en admettant par là qu'il s'agissait soit de cellules dédifférenciées, ayant fait retour à un état primitif et récupéré des potentialités étendues, soit d'éléments non différenciés, restés en réserve dans l'organisme, ayant encore des capacités voisines de celles des premiers blastomères. Faire une telle hypothèse, c'était admettre implicitement que le régénérat était un système à évolution auto-

nome, portant en lui-même le principe de sa détermination et de sa différenciation. C'était, en somme, reléguer le problème morphogénétique dans le domaine mystérieux des potentialités cellulaires et, par là même, en se contentant d'une solution théorique commode, c'était renoncer à toute possibilité d'analyser les facteurs qui déterminent, dans ce cas particulier, ce phénomène si caractéristique de la vie, la réalisation d'une forme déterminée. Est-il exact cependant que le régénérat porte en lui-même, dès le début, la cause intime de son évolution et de sa détermination ? C'est pour tenter de résoudre cette question capitale, base de toute étude expérimentale des réalisations morphologiques au cours de la régénération, que j'ai entrepris avec P. de Giorgi, en 1922, des recherches dont nous avons annoncé, sous une forme préliminaire, en juillet 1923, les résultats que P. de Giorgi devait relater en détail, en 1924. Comme il arrive souvent dans l'histoire des sciences, le même problème s'imposait au même moment à l'esprit de Milojevic qui communiquait, en même temps que nous, les résultats qu'il avait obtenus en juillet 1923, puis en 1924. Les conclusions des deux séries de recherches sont en accord sur le sujet principal, tout en différant par quelques points secondaires.

I. Potentialités des régénérats.

J'exposerai d'abord les expériences et résultats de P. de Giorgi. Cet auteur a travaillé sur des larves de *Salamandra maculosa*; les régénérats étudiés sont ceux de la queue et de la patte; la méthode a consisté à isoler ces régénérats de leur base naturelle et à les transplanter sur le dos du même animal, c'est-à-dire sur un terrain neutre, n'ayant aucune tendance à produire par lui-même un régénérat de patte ou de queue, de façon à ce que le transplantat puisse librement extérioriser ses propres potentialités intrinsèques.

Les régénérats de queue, dont je parlerai d'abord, ont été prélevés à l'âge de 20 et 30 jours après l'amputation. Il ne nous a pas paru possible de transplanter à l'état pur — c'est-à-dire sans trace des vieux tissus qui en forment la base naturelle — des régénérats âgés de moins de 20 jours, bien que nous ayons eu affaire à un organisme à régénération très rapide. Les régénérats témoins, de même âge, produits par le même individu, consécutivement au prélèvement, ont permis, dans chaque cas, de connaître, par l'étude

histologique, le degré de différenciation qu'avaient acquis les régénérats au moment de leur transplantation. Les transplantats ont été laissés en place 15, 30, 45 et parfois 60 jours, après quoi *tous les greffons ont été prélevés et examinés histologiquement.*

Dans tous les cas, l'évolution a été la même; il y a d'abord arrêt de développement et même réduction légère du bourgeon transplanté, puis la croissance reprend lente, mais certaine. Cette capacité de croissance a pu être mise en évidence, d'une façon très nette, par l'artifice suivant. Quand le transplantat est greffé depuis une quinzaine de jours, on l'ampute à mi-hauteur; il se fait alors, sur cette surface d'amputation, une nouvelle croissance, restituant au fragment sa forme primitive de cône aplati ou même de petite queue. Il n'y a pas de doute que ces transplantats ont, en eux-mêmes, la capacité de s'accroître et de régulariser, par morpholaxis, leur forme extérieure; si l'on se contentait de cette première approximation, on pourrait en conclure que le régénérat possède déjà les potentialités de différencier une queue, restant, à la vérité, très petite, ce que l'on pourrait attribuer aux conditions anormales, réalisées par la transplantation.

Mais l'étude histologique montre que 30, 45 et même 60 jours après leur implantation, ces greffons n'ont subi, en réalité, aucune différenciation nouvelle et qu'ils sont restés fixés au stade d'évolution qu'ils avaient acquis au moment de leur transplantation: mêmes caractères de la peau, du lophioderme, du tube nerveux, de l'axe squelettique, même absence ou même persistance des myoblastes, sans évolution ultérieure.

Cet arrêt dans l'évolution des régénérats, séparés de leur base naturelle, est d'autant plus remarquable que si l'on transplante sur le dos, comme l'a fait DE GIORGI, des tranches de queue, formées uniquement de vieux tissus, celles-ci ne tardent pas à produire, sur leur surface libre, un bourgeon de régénération qui, cette fois, s'accroît et se différencie normalement en une petite queue, comme il l'aurait fait si son substratum était resté à sa place normale.

C'est le contraste entre ces deux sortes de résultats qui nous a conduits à penser que le régénérat était incapable de continuer et d'achever sa différenciation, s'il était séparé de sa « base » naturelle, constituée par les vieux tissus de l'organe et à attribuer à cette « *base* » une action déterminante sur la différenciation du régénérat. Nous avons alors recommencé les expériences, en transplantant

non plus les régénérats seuls, mais les régénérats avec une mince tranche de la base, des vieux tissus leur servant de support. Dans tous les cas, les régénérats se sont accrus en produisant une queue douée de mouvements, présentant une différenciation progressive normale, vérifiée par l'examen histologique, exactement comme s'ils étaient restés à leur place primitive.

En résumé, les régénérats isolés peuvent s'accroître et reconstituer leur forme, mais sans progresser dans leur différenciation histologique ; les tranches de queue ou les régénérats, transplantés avec base, reconstituent, au contraire, des queues normalement différenciées. La base représente donc un facteur déterminant essentiel de l'évolution du régénérat. Cependant ces expériences, faites avec des régénérats de queue avec base, prêtaient le flanc à une critique : la base renferme une tranche de tube médullaire et l'on pouvait se demander si ce n'était pas la présence de ces centres nerveux — doués d'une action morphogène hypothétique — qui dirigeait l'évolution du blastème de régénération. Pour éliminer cette objection, nous avons répété les mêmes expériences avec des régénérats de patte, avec ou sans base.

Les résultats de cette deuxième série d'expériences ont été superposables à ceux fournis par les régénérats de queue. Transplantés sans base, les bourgeons de régénération, âgés de 20 ou de 30 jours, ont persisté en conservant leur forme, tout en présentant un léger accroissement, mais sont restés sans aucune différenciation nouvelle ni dans leur forme externe, ni dans leur structure interne. Au contraire, les régénérats, transplantés avec base, ou de simples tranches de patte greffées ont évolué normalement avec formation d'extrémités complètes et normalement différenciées.

De ces expériences, il ressort que c'est la présence, en arrière du régénérat, des vieux tissus de la base qui conditionne, non la croissance, mais la différenciation morphologique des blastèmes de régénération ; ceux-ci n'ont donc en eux-mêmes que des potentialités très limitées.

Les expériences de MILOJEVIC (1923-24) diffèrent de celles de DE GIORGI sur trois points : cet auteur a travaillé sur de jeunes Tritons déjà métamorphosés ; les transplantations de régénérats de pattes ont presque toujours été faites orthotopiquement, c'est-à-dire sur une section de patte ; enfin le mémoire ne contient aucune indication d'un examen histologique des transplantats. L'auteur

s'est surtout attaché à juger de l'état de détermination des régénérats d'après l'établissement de leurs axes antéro-postérieur et dorso-ventral. Voici les résultats obtenus par MILOJEVIC:

1º Les régénérats de pattes, âgés de moins de 10 à 12 jours (après l'amputation), transplantés sans base, soit sur des pattes homonomes, mais de l'autre côté, soit sur des pattes hétéronomes (régénérats de pattes antérieures sur pattes postérieures ou vice versa), du même côté ou de l'autre, avec leur axe dorso-ventral normalement orienté ou ayant subi une rotation de 180º, donnent toujours une extrémité ayant la qualité et l'orientation correspondant à celles de la patte support. D'où MILOJEVIC conclut qu'à ce moment les régénérats ne sont pas déterminés. Je dois remarquer ici qu'il me paraît tout à fait invraisemblable que des régénérats si jeunes, et correspondant à peine à l'achèvement de la période de cicatrisation (MILOJEVIC parle d'un régénérat de 4 jours !) aient pu persister après greffe et donner effectivement naissance à la patte régénérée, surtout si l'on tient compte du fait, que nous avons constaté, qu'il y a toujours une destruction plus ou moins importante de la partie basale du greffon. On peut se demander si les régénérats transplantés n'ont pas été résorbés et si la patte obtenue ne correspond pas simplement à la régénération propre du membre servant de support. Il ne serait, dès lors, nullement étonnant que cette patte ait toujours été conforme au type et à l'orientation du membre porte-greffe. Ce qui confirme cette interprétation, c'est que l'auteur n'a jamais eu, dans ce cas, de formations doubles ou multiples, alors que ces dernières sont la règle chaque fois qu'il y a, à la fois, une extrémité réellement produite par le transplantat et une ou deux extrémités engendrées par la patte qui a reçu le greffon. Bien que MILOJEVIC ait accepté l'idée d'une indétermination primitive des régénérats, on ne peut pas dire que ses expériences l'aient indiscutablement établie; les résultats de P. DE GIORGI sont, à ce point de vue, infiniment plus démonstratifs.

2º Les régénérats âgés de moins de 10 à 12 jours, transplantés avec base, conservent, quelle que soit la façon dont on les transplante, leur qualité et leur orientation propres. C'est donc que cette base, transplantée avec eux, détermine le type et l'orientation du régénérat. Cette conclusion est en harmonie avec les résultats de P. DE GIORGI. Toutefois, ici encore, une remarque s'impose. Ce qui, dans les expériences de MILOJEVIC, correspond à la base est

un anneau cutané (Hautring). Faut-il prendre ce terme à la lettre et considérer que l'auteur n'emportait pas de vieux tissus autres que la peau ? Et faut-il attribuer à la peau un rôle déterminant sur l'évolution des régénérats ? Cette conception est tellement en contradiction avec les résultats de Taube (1923-25), de V. Bischler (1926) et de P. Weiss (1926), sur lesquels je reviendrai, qu'il est difficile de ne pas supposer que Milojevic emportait avec la peau une portion plus ou moins étendue des autres parties molles de la base.

3° Les régénérats de plus de 12 jours, transplantés avec ou sans « Hautring », sont déterminés dans leur qualité et leur orientation et se comportent désormais comme un système à évolution autonome. Cette possibilité d'une auto-différenciation des régénérats sans base est en contradiction avec les résultats de P. de Giorgi. Il faut cependant remarquer que dans toutes les expériences, relatées avec quelques détails par Milojevic, les pattes étaient transplantées orthotopiquement sur un autre territoire patte, c'est-à-dire sur un terrain ayant par lui-même la capacité de produire une extrémité. Si la détermination des axes ne paraît pas douteuse d'après les résultats très nets de Milojevic, on peut se demander si ces régénérats auraient pu achever leur différenciation sur un terrain étranger, tel que le dos qui a été systématiquement utilisé comme support dans les expériences de P. de Giorgi. L'importance de cette remarque apparaîtra lorsque je parlerai des « territoires de régénération ».

4° Il est vrai que Milojevic dit avoir fait aussi des transplantations hétérotopiques sur le dos, dont il indique, sans aucun détail, les résultats. Les régénérats de moins de 12 jours sont *toujours résorbés*; les régénérats plus âgés, transplantés même sans base (?), s'y différencieraient normalement et l'auteur donne une unique figure représentant une petite main à trois doigts développée dans ces conditions. En l'absence de tout protocole expérimental et de tout examen histologique, il est difficile de préciser la valeur de ces résultats.

L'idée générale qui se dégage de ces recherches est que le régénérat est primitivement indéterminé et que c'est la base, c'est-à-dire les vieux tissus du moignon, qui exerce sur le régénérat une action inductive, qui décide de leur qualité, de leur orientation et de leur différenciation. D'après Milojevic, une fois cette détermination

effectuée d'une façon très précoce, le régénérat évolue par lui-même, en tant que système autonome, tandis que, d'après DE GIORGI, la présence de la base serait nécessaire beaucoup plus longtemps pour que la différenciation puisse se poursuivre et s'achever. De nouvelles recherches résoudront sans doute cette contradiction.

II. INDUCTION D'UN RÉGÉNÉRAT PAR UN TERRITOIRE HÉTÉRODYNAME.

Si le régénérat est réellement « nullipotent », au point de vue de sa différenciation et si celle-ci est induite par le substratum, il doit être possible, en transplantant un régénérat sur un territoire *hétérodyname*, c'est-à-dire tendant à la production d'un organe différent, de changer radicalement l'évolution qu'aurait subi ce régénérat s'il était resté en place. La première expérience correcte de ce genre a été réalisée par E. GUYÉNOT et O. SCHOTTÉ (1927). Ces auteurs ont prélevés, sur la patte en régénération d'un Triton, un régénérat à l'état de palette et l'ont greffé sur le flanc de la queue du même animal. Le greffon a peu à peu changé de forme et a finalement donné une petite queue sans organes axiaux (fig. 1), mais qui,



FIG. 1.

Petite queue développée au dépens d'un régénérat de patte greffé sur le flanc de l'appendice caudal d'un *Triton cristatus* (O. SCHOTTÉ).

à l'examen histologique, s'est montrée avoir la structure typique des parties molles de l'organe caudal. Cette expérience paraît démonstrative, à moins que l'on admette que le résultat soit dû à une substitution des tissus de la queue à ceux du régénérat; de nouvelles recherches préciseront ce point.

Déjà en 1925, guidé par les mêmes considérations, P. Weiss avait fait la transplantation inverse de régénérats de queue sur le territoire de la patte, près de l'insertion du membre. Il avait obtenu soit une petite queue, soit un nodule non différencié, soit une patte. Toutefois, cette expérience était viciée dans le principe, car pour assurer au transplantat une innervation convenable l'auteur faisait aboutir, au niveau de la transplantation, l'une des branches du plexus brachial: or, comme nous le verrons, cette seule condition suffit ,en l'absence de tout transplantat, à faire apparaître une patte au point d'arrivée du tronc nerveux.

III. Rapports entre la base et la différenciation du régénérat.

Une fois établie l'existence d'une action spécifique de la base sur la détermination et la différenciation du régénérat, il était naturel d'essayer de préciser la nature des facteurs induisant la morphogénie du bourgeon de régénération. On peut, à ce point de vue, envisager plusieurs hypothèses:

a) La détermination se ferait tranche par tranche, tissu par tissu, chaque catégorie tissulaire de la base engendrant les tissus de même catégorie du régénérat. Les recherches histologiques montrent que, par exemple, dans le cas de la régénération normale de la queue, le nouveau squelette dérive de l'ancien (A. Naville, 1924), les myoblastes des muscles du moignon (A. Naville, 1922), etc. Mais, même si les éléments du régénérat dérivent génétiquement des mêmes éléments du substratum (et nous verrons que cela n'est plus exact, au moins pour le squelette, dans le cas de la patte), on ne saurait en conclure, pour autant, que ce sont les tissus de la base qui déterminent l'orientation, la répartition, le mode de groupement de ces éléments du régénérat, de façon à ce qu'ils donnent naissance à tels muscles, tels tissus squelettiques, telles articulations. Le problème de l'organisation du régénérat ne saurait être confondu avec celui de l'origine de ses éléments cellulaires.

b) On peut admettre que, dans la base, certains tissus exercent, moins par le fait qu'ils donnent naissance au blastème régénérateur que par le moyen de leur orientation, de leur texture intime, une action différenciatrice sur l'évolution du régénérat. Il s'agirait de rechercher, par analyse, si un tissu ou un groupe de tissus paraît présenter un semblable comportement.

c) On peut supposer que c'est l'ensemble des tissus d'une région, que ce sont les interrelations existant entre eux qui exercent cette action déterminante.

d) On peut, enfin, faisant abstraction de la nature même des tissus, imaginer une action dynamique de nature inconnue (champ de détermination de P. Weiss, par exemple), à laquelle il ne conviendrait de recourir qu'en dernière analyse, parce qu'elle reculerait, sans l'apporter, la solution du problème morphogénétique.

J'examinerai d'abord l'étude analytique des potentialités déterminatives éventuelles des différents tissus de la base dans le cas de la patte des Urodèles.

1° *Squelette.* — L'attention se porte tout naturellement sur le rôle possible du squelette parce que c'est un des premiers éléments d'organisation dont les ébauches apparaissent dans le blastème de régénération. Ce n'est que longtemps après la réalisation de ces ébauches qu'arrivent les files de myoblastes qui semblent d'ailleurs s'orienter par rapport au squelette déjà formé. Les anciens auteurs (Philippeaux, 1867; Wendelstadt, 1901; Reed, 1903) ne mettaient pas en doute que le squelette néoformé dérivait de l'ancien squelette. C'est Fritsch (1911) qui montra le premier, par des expériences sur des larves de Salamandre et de Triton, qu'après extraction du squelette préexistant les pattes continuent à régénérer et reforment, de toutes pièces, un squelette nouveau. Quelques expériences de P. Weiss (1922), effectuées sur le Triton, arrivèrent à la même conclusion. Ce sont, avant tout, les expériences très étendues de V. Bischler (1923-26) — qui a systématiquement étudié la régénération des divers segments des membres antérieur et postérieur, après extraction des os suivant toutes les combinaisons possibles, et cela sur 370 animaux — qui ont définitivement établi que le squelette des régénérats était toujours néoformé, sans aucune relation génétique avec l'ancien squelette et que celui-ci n'exerçait, par conséquent, aucune action déterminante sur la morphogénie du régénérat. V. Bischler a, en outre, montré que

le remplacement d'un humérus par le fémur ou par l'ensemble du tibia et du péroné, etc., ne changeait rien à la différenciation du régénérat. Il faut donc renoncer à localiser dans le squelette, pas plus que dans ses rapports avec les autres tissus, l'action déterminante exercée par la base. Le fait que le squelette régénéré est toujours néoformé aux dépens du blastème de régénération est, comme nous le verrons, très important à considérer, parce que sa réalisation nous apparaîtra comme un réactif précieux des potentialités morphogénétiques des divers segments du membre.

2° *Muscles.* — Il est, *a priori*, très peu probable que les muscles de la base — même s'ils donnent naissance aux éléments contractiles du régénérat — puissent exercer une action déterminante, en raison de l'arrivée tardive des myoblastes sur le théâtre de la régénération, à une époque où les lignes essentielles de la morphologie du régénérat sont déjà fixées. V. Bischler (1926) a d'ailleurs soustrait au moignon une partie de sa musculature ou a greffé à la place une musculature étrangère sans rien changer au résultat.

3. *Peau.* — Nous avons vu que les expériences de Milojevic semblent attribuer à la peau du moignon une action déterminante caractéristique. Cependant Taube (1923-25) a enlevé la peau d'un moignon de patte antérieure et l'a remplacée par un manchon de la peau jaune du ventre sans rien changer à l'évolution du régénérat. P. Weiss (1926) a de même remplacé la peau du moignon par un manchon de tissu pulmonaire qui a été recouvert par l'épiderme de la patte. Celle-ci a donné un régénérat à peau normale, dont le chorion s'est différencié aux dépens du blastème de régénération. V. Bischler (1926) a greffé une zone axiale de queue, sans peau, à l'intérieur de la cuisse et a obtenu la régénération d'une queue avec sa peau caractéristique. Il y a donc une large indépendance entre la peau du moignon et celle du régénérat et il est peu vraisemblable que la première puisse, de ce fait, exercer une action déterminante. Cependant, il n'est pas impossible que, par son derme et surtout par son tissu conjonctif sous-cutané, la peau puisse contribuer à la détermination du régénérat dans les conditions normales.

4. *Système nerveux.* — Il y a dans l'action du système nerveux sur la régénération à distinguer deux points de vue. D'une part, l'innervation peut être une condition banale de la régénération, au même titre que la nutrition ou la vascularisation du régénérat.

D'autre part, on peut se demander — et c'est ce qui se rattache le plus directement à notre analyse — si le système nerveux exerce, sur la différenciation du régénérat, une action morphogène spécifique.

La question de l'influence générale du système nerveux sur la régénération chez les Batraciens est restée longtemps pendante. Niée par Wintrebert (1903-04), Goldfarb (1909), la nécessité de l'innervation des régénérats a été soutenue par divers auteurs, spécialement par Wolff (1910) et Walther (1912). Ce sont les recherches méthodiques de O. Schotté (1922-26) qui ont apporté sur ce sujet des précisions définitives. Laissant provisoirement de côté la question si débattue de savoir si c'était l'innervation motrice ou sensitive qui était indispensable, O. Schotté a d'abord établi que la suppression globale de l'innervation, par la section du plexus brachial ou crural, inhibait, sans aucune exception, la régénération des pattes (554 expériences), tandis que les pattes symétriques, non opérées et servant de témoins, régénéraient normalement dans tous les cas. Il montra comment le pouvoir régénérateur réapparaissait au bout d'un temps variable, qui est fonction de la distance entre le point de section des nerfs et le niveau d'amputation, lorsque les nerfs avaient pu eux-mêmes être reconstitués et atteindre la surface de régénération.

Passant ensuite à une étude analytique des différentes sortes d'innervation, Schotté put établir, en accord avec ses devanciers, que ce n'était pas l'innervation motrice qui était indispensable. Contrairement aux déductions de Walther et de Locatelli (1923), il a apporté la preuve que ce n'était pas non plus les ganglions rachidiens — donc l'innervation sensitive — qui étaient efficaces. Il a enfin, sur ma suggestion, réalisé des expériences nombreuses qui ont montré, pour la première fois, que c'était au système sympathique qu'il fallait rapporter l'action des nerfs sur la régénération (novembre 1922, 1924). D'une part, il a supprimé l'innervation motrice et sensitive avec conservation de la chaîne sympathique et de ses connexions avec la périphérie et constaté que les pattes, ainsi paralysées et anesthésiées, régénéraient encore normalement. Inversement, il a détruit la chaîne sympathique en laissant intacts les nerfs moteurs et sensitifs et a ainsi supprimé la régénération, bien que les pattes aient conservé leur motricité et leur sensibilité. Récemment (1926), Schotté a confirmé ces résultats en montrant

que les alcaloïdes, inhibiteurs spécifiques du système sympathique, empêchaient la régénération de se produire. En 1923, alors que les recherches de SCHOTTÉ étaient déjà publiées, P. WEISS, dans un article de vulgarisation, a émis, sous forme d'hypothèse, l'idée que c'était le système sympathique qui jouait un rôle essentiel dans la régénération. Il convient de bien spécifier, contrairement à ce que laisseraient supposer certaines indications bibliographiques, que c'est indiscutablement à O. SCHOTTÉ que revient le mérite d'avoir établi, avant P. WEISS, et non à titre d'hypothèse, mais par des faits expérimentaux, cette action du système sympathique sur la régénération.

Par ailleurs, des expériences de SCHOTTÉ et celles que je rapporterai plus loin à propos des territoires de régénération, ont établi que le système nerveux n'intervient dans la régénération que comme un facteur trophique banal, permettant la croissance et la différenciation, mais qu'il n'exerce nullement une action morphogène spécifique. Ce n'est donc pas non plus à lui qu'il faut attribuer l'action déterminante et différenciatrice de la base sur le régénérat.

5. *Tissu conjonctif.* — On serait ainsi conduit, par exclusion, à rattacher au tissu conjonctif, à sa texture intime, ou à la qualité de ses cellules, l'action déterminante des vieux tissus sur l'évolution des régénérats. Les expériences que j'ai entreprises dans cette direction ne me permettent pas encore d'apporter sur ce point des résultats précis. Si elles restent négatives, il faudra renoncer à attribuer une action spécifique à une catégorie quelconque de tissus et se rattacher à l'une des hypothèses que j'ai formulées au début de ce chapitre.

IV. DÉTERMINATION QUALITATIVE DES RÉGÉNÉRATS: LES TERRITOIRES DE RÉGÉNÉRATION.

Le fait que les régénérats sont déterminés par la base, qu'une base de patte induit une patte, qu'une base de queue induit une queue, tandis que la région du dos n'exerce aucune action inductive sur un régénérat de patte ou de queue (DE GIORGI) conduit inévitablement à cette idée, que j'ai déjà développée à plusieurs reprises que — chez les Batraciens — la régénération n'est pas une propriété globale de l'organisme, mais est une caractéristique spécifique de certaines régions, de certains « *territoires* ».

C'est cette notion nouvelle que l'organisme adulte est une mosaïque de territoires que j'ai cherché à vérifier par des expériences appartenant à quatre catégories.

1. *Excitation des territoires à la croissance.*

En 1925, P. Locatelli avait obtenu des pattes supplémentaires qui s'étaient — au cours d'autres expériences — développées là où les nerfs du plexus crural avaient abouti à la peau, dans la région du bassin, à la base des membres. L'auteur signala simplement le fait, sans en tirer aucune conclusion. Il m'apparut que ce



Fig. 2.

Patte hétérotopique obtenue par la déviation des nerfs du plexus brachial. A droite, l'animal vu par la face dorsale; à gauche, le Triton vu par la face dorsale. Comparer (fig. 10, *b*) la radiographie de cet animal où la position anormale de la patte apparaît nettement.

résultat ne pouvait être dû à une action morphogène spécifique du nerf, mais devait provenir d'une excitation à la croissance du territoire basilaire de la patte, correspondant à une large zone du bassin ou de l'épaule. Avec O. SCHOTTÉ (1926), j'ai répété systématiquement cette expérience et nous avons pu, par cette méthode de déviation des nerfs des pattes antérieures ou postérieures, dans le territoire basal, scapulaire ou pelvien, du membre, obtenir à plusieurs reprises des pattes supplémentaires (fig. 2, 3 *a*) en situation hétérotopique, mais renfermant un squelette (fig. 10 *b*), des vaisseaux, des nerfs, des muscles comme une patte normale. Parfois, cependant, la production est restée déficitaire ou a été arrêtée dans son développement par suite de l'étranglement de sa base, dû à une cicatrisation hative.

Par contre, en cherchant à faire aboutir les nerfs déviés le plus loin possible de la base du membre, dans la région du dos, du flanc ou du ventre, nous n'avons obtenu que des insuccès. Il se forme de petites intumescences qui régressent bientôt, sans présenter aucune différenciation. Ceci montre que les nerfs n'exercent leur action que dans la mesure où ils ne sortent pas du territoire basilaire de la patte.



FIG. 3.

A gauche (*a*), patte hétérotopique obtenue par la déviation du plexus brachial; au milieu (*b*), croissance locale de la crête par aboutissement à ce niveau des nerfs de la patte; à droite (*c*), queue supplémentaire développée au point d'arrivée du nerf sciatique dévié.

Que se produirait-il si les nerfs des pattes étaient introduits dans un autre territoire capable de croissance et de régénération ? Nous avons fait aboutir les nerfs du bras dans la crête dorsale et avons ainsi provoqué une croissance locale hypertrophique de cette région (fig. 3*b*). Milojevic, Grbic et Vlatkovic (1926) ont obtenu des croissances semblables de la crête au moyen de transplantation de divers tissus ou grâce à des excitations purement mécaniques (fils de soie). Ce derniers faits contribuent à montrer que les nerfs agissent seulement en tant qu'excitants à la croissance, excitation à laquelle chaque territoire répond suivant ses propres potentialités.

Dans une autre série d'expériences, nous avons fait aboutir le nerf sciatique sur le flanc ou le dos de la queue et nous avons obtenu, en réponse, la croissance de petites queues parfaitement définies ayant la ligne jaune caractéristique, mais dépourvues d'organes axiaux (fig. 3*c*, 4, 6*b*). Cette absence ne doit pas surprendre, car l'on sait que, dans le cas de la queue, les organes axiaux dérivent des organes similaires de la base et n'apparaissent que dans la mesure où ces derniers ont été sectionnés ou blessés.

Ces résultats ont un double intérêt: ils mettent définitivement hors de doute que les nerfs n'exercent pas une action morphogène spécifique, puisque les nerfs de patte peuvent indifféremment provoquer la différenciation de pattes, de portions de crête ou de queues,



Fig. 4.

Deux cas de queues supplémentaires produites par l'aboutissement à la surface de la queue du nerf sciatique dévié.

suivant la nature du territoire dans lequel on les fait aboutir. Par là même, se trouve établi que chaque territoire capable de régénération possède une certaine qualité, qui lui permet de réaliser — sous des excitations convenables et *avec des orientations quelconques par rapport au corps* — des organes spécifiquement définis.

Ces faits permettent de mieux comprendre des résultats déjà anciens et dont la signification n'avait pas été entièrement dégagée. Della Valle (1913), en faisant l'hémisection d'une patte jusqu'à l'os, avait obtenu à partir des surfaces de la section deux régénérats de patte, orientés en sens inverse (régénération distale et proximale). Morgan (1901), en faisant des incisions en triangle dans la queue, avait obtenu des régénérats de queue à polarité renversée. Godlewski (1904), ayant incisé la queue pour en extraire une partie du tube nerveux, avait constaté la production de queues supplémentaires à partir des surfaces de section. Ces queues accessoires, produites après lésion de l'organe, sont formées seulement des parties molles ou renferment des organes axiaux, suivant la profondeur de la blessure. On peut rapprocher de ces faits l'expérience bien connue de Harrison (1898) qui a vu une tranche de queue de têtard, greffée en position renversée, donner naissance à un régénérat de queue.

2. *Transplantation de territoires.*

Une des expériences les plus nettes de ce genre a été réalisée par V. Bischler (1926); cet auteur prélève un segment de queue de Triton, dépourvue de peau et le greffe sous la peau de la cuisse, en partie évidée, du même individu. Ces fragments de territoires transplantés induisent, au lieu et place des membres, la formation de petites queues ayant la peau et la ligne jaune caractéristiques de ces organes (fig. 5*a*). Cette expérience montre, une fois de plus, la non action morphogène des nerfs, la non influence déterminante de la peau et établit que le fragment axial du territoire queue porte en lui les potentialités déterminatives nécessaires.

Avec K. Ponse (expériences inédites), j'ai extirpé la majeure partie du territoire de la patte antérieure et greffé à la place un morceau des tissus mous (peau, tissu conjonctif, muscles) de la moitié dorsale de la queue, en faisant aboutir le nerf brachial dans la zone médio-dorsale du transplantat. Les greffons, excités à la

croissance (fig. 6*a*), se sont développés en produisant, à la place du membre, une palette ayant la structure de la crête caudale. Après amputation, cette partie a été régénérée et a secondairement acquis, au même moment que le reste de la queue, la pigmentation jaune verdâtre, caractéristique chez la femelle.

De ces faits, je rapprocherai les transplantations de tranches de pattes ou de queue, sans régénérat, effectuées par P. DE GIORGI et celles d'une tranche de queue en position renversée, réalisées récemment par MILOJEVIC et BURIAN (1926). De son côté, M. VALLETTE (1926) a transplanté sur le dos des museaux de larves de Salamandre: après amputation, ces museaux greffés ont parfaitement régénéré.



FIG. 5.

A gauche (*a*), radiographie d'un Triton ayant produit une petite queue à la place de la patte postérieure droite, après greffe de territoire queue; à droite (*b*), patte postérieure droite phocomèle après greffe dans la cuisse du territoire tarse (V. BISCHLER).

3. *Suppression de territoires.*

La conclusion logique des faits qui précèdent est que si la régénération d'un organe est une caractéristique d'un certain territoire, l'extirpation totale du territoire doit supprimer la régénération de l'organe en question. C'est ce que j'ai fait rechercher par deux de mes élèves.

M. Vallette (1925-26) a repris l'étude de la régénération du museau chez le Triton et la larve de Salamandre. A. von Szütz (1914) avait constaté que si l'on coupe le museau au ras des yeux, il n'est pas régénéré, tandis qu'une section plus antérieure, moins radicale, est suivie de régénération. Cet auteur avait pensé que le résultat de la première opération était dû à l'ablation des lobes olfactifs, supposés exercer une action déterminante spécifique sur cette régénération. Vallette a d'abord répété et confirmé les expériences de von Szütz; elle a, de plus, montré que si l'on fait la section antérieure du museau, après avoir enlevé les lobes olfactifs, il y a quand même régénération, malgré l'absence de ces centres

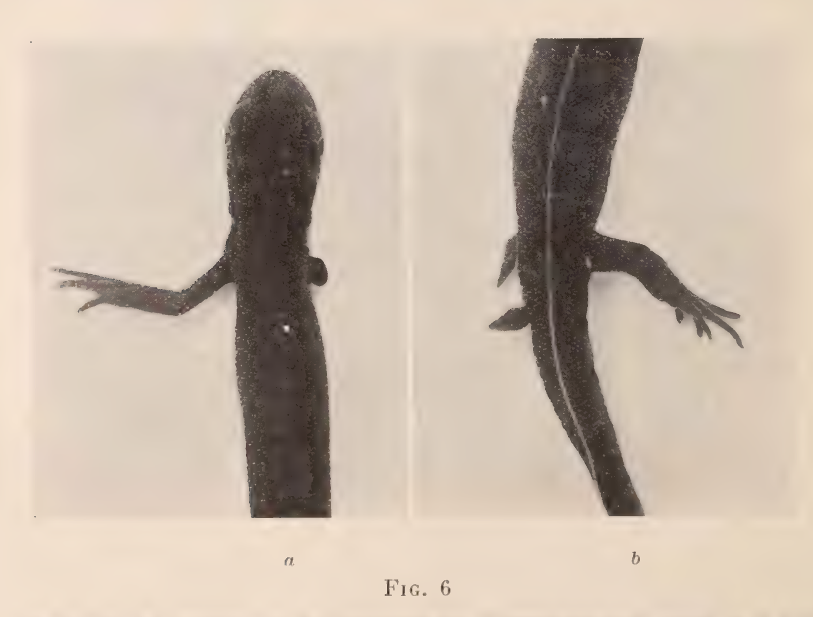


Fig. 6

A gauche (*a*), croissance du territoire de la crête caudale, greffé à la place de la patte antérieure droite; à droite (*b*), queue supplémentaire vue de profil, développée après déviation du nerf sciatique dans le territoire queue.

nerveux. La raison pour laquelle, après section postérieure, le museau ne régénère pas — même après plus d'un an — est que, par cette opération, l'on a extirpé la totalité du territoire capable de régénérer (GUYÉNOT et VALLETTE, 1925).

De son côté, SCHOTTÉ (1926) s'est attaqué à la délimitation du territoire caudal. Celui-ci remonte du côté dorsal au-delà du cloaque. L'opération, effectuée tant sur des larves de Salamandre que sur des Tritons adultes, a permis d'obtenir des animaux qui sont restés pendant tout le temps de l'observation (8, 10 mois) sans présenter trace de régénération de l'organe caudal (fig. 7).

Personnellement, j'ai cherché à extraire le territoire patte en enlevant la ceinture scapulaire, la plus grande partie des muscles, mais en laissant les nerfs et assez de peau pour pouvoir fermer la blessure. J'ai obtenu des absences de régénération pendant quelques mois, mais finalement il s'est toujours reconstitué un massif cellulaire qui a produit un régénérat au point d'aboutissement



FIG. 7.

Triton cristatus ayant subi l'ablation totale du territoire queue et n'ayant pas présenté trace de régénération au bout de 8 mois (O. SCHOTTÉ).

des nerfs. Il est extrêmement difficile d'enlever ce territoire dont les limites sont encore imprécises et que l'on ne peut retrancher par une simple section. Il semble que Phillipeaux (1867), qui extirpait le territoire scapulaire sans suture et sans asepsie, ait obtenu le résultat cherché (suppression de la régénération), grâce sans doute à une élimination totale du territoire, par nécrose et suppuration.

4. *Perte, par territoire, du pouvoir régénérateur chez les Anoures.*

Le pouvoir régénérateur des Anoures, présent pendant la vie larvaire, disparaît à une époque voisine de la métamorphose. Cherchant si cette disparition était liée à une modification du milieu intérieur, j'ai constaté (1926-27), par la méthode des hétérogreffes d'organes de têtards de Crapaud sur larves des Salamandre, comme l'avait aussi observé Naville (1924), par une autre procédé (homogreffes sur adultes), que cette perte correspondait, non à une modification générale, mais à un changement local de chaque territoire. Les pattes de têtards, transplantées au stade où elles ne régénèrent plus, continuent à ne pas régénérer, tout en gardant leur organisation et leur capacité de développement, tandis que les queues transplantées régénèrent encore. Les têtards régénèrent d'ailleurs encore leur queue à une époque où leurs pattes ont perdu cette propriété. Il s'agit là de deux territoires dont l'évolution est différente.

Nous disposons donc aujourd'hui d'un matériel important de faits montrant tous que — dans le cas des Batraciens — chaque sorte d'organe régénéré est déterminé par une qualité spéciale du territoire correspondant, qu'après transplantation ces territoires ou leurs parties conservent cette action déterminante, que la suppression d'un territoire fait disparaître la capacité de régénération correspondante[1].

Ces faits mettent nettement en évidence l'action directrice de la base sur la réalisation de la morphologie des régénérats. De plus,

[1] C'est à dessein que je ne formule aucune hypothèse sur la nature des différences entre territoires, ni sur leur limitation dans l'espace; je m'en tiens à des constatations de faits, n'ayant pas en mains les éléments nécessaires pour tenter d'en donner une représentation théorique.

comme ces derniers peuvent être orientés d'une façon quelconque (latéralement, obliquement, en situation hétéropolaire) par rapport aux axes de symétrie du corps ou du territoire, il en résulte que l'action déterminante de la base n'est certainement pas due à une induction exercée tissu par tissu, qui se ferait suivant les axes de cette base, mais à quelque chose de plus général, qualité des cellules, nature intime de la trame conjonctive de l'organe, ou type particulier de dynamisme s'exerçant également dans toutes les directions. La conception des territoires de régénération ne résoud pas le problème de l'induction morphogénétique, mais permet de le poser sur un terrain solide.

J'ai montré récemment (1927) comment cette notion de territoire se rattache à d'autres problèmes biologiques et quels sont ses liens avec la génétique moderne.

V. Détermination quantitative des régénérats: masse du blastème, surface de régénération et morphologie du régénérat.

C'est un fait bien connu que, dans la régénération normale d'une patte, il y a reconstitution de toutes les parties manquantes. Une section pratiquée au milieu du bras est suivie de la régénération de la moitié distale du stylopode, de celle du zeugopode et de la main. Comment les choses se passent-elles quand le squelette ancien a été enlevé ? S'appuyant sur des cas trop peu nombreux, P. Weiss (1925) a conclu que la régénération se faisait de la même manière que si l'os avait été présent.

Dans des expériences ayant porté sur plusieurs centaines de cas, suivis au moyen de radiographies des animaux vivants et plus tard à l'aide d'examens histologiques, V. Bischler et E. Guyénot (1925) et Bischler (1926) sont arrivés à des conclusions différentes. Ils ont constaté qu'après suppression du squelette, chaque segment régénère le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. Ainsi, une section dans le bras est suivie de la régénération de la main, du radius et du cubitus, mais non de celle de l'humérus. Une section dans l'avant-bras est suivie de la régénération du squelette de la main; une section dans le carpe n'entraîne que la régénération du métacarpe et des phalanges. Toutefois, le résultat peut être apparemment modifié, parce qu'en raison de la

rétraction des segments dépourvus de squelette, il arrive souvent que la régénération part, en réalité, d'un segment plus proximal, auquel cas le squelette néoformé est naturellement plus complet.

Ces résultats sont importants parce que le squelette régénéré, provenant de la différenciation du blastème de régénération, exprime directement les potentialités formatives propres à chaque segment du membre. On voit que ces potentialités vont en décroissant le long de l'axe longitudinal du membre, présentent un gradient axial de la base à l'extrémité de la patte.

Ces potentialités qui déterminent la quantité de patte formée, peuvent être aussi mises en évidence par la méthode de transplantation de segments. Bischler (1926) transplante dans la partie



Fig. 8.

Triton auquel on a greffé, à la place de la cuisse, le territoire de la jambe avec à gauche des nerfs de la cuisse en place et à droite les nerfs de la jambe. Les radiographies montrent qu'il n'a été reformé que le squelette du tarse et du pied (voir fig. 10 *a*).

proximale de cuisses, dont l'os a été extrait, des régions tarsiennes dépourvues de peau et, après guérison, ampute le membre à sa base. Si le greffon a basculé ou n'est pas intéressé par la section, il se forme un bourgeon de régénération partant du bassin et donnant une patte complète. Si, au contraire, le greffon est resté dans l'axe du membre et a été intéressé par la section (fig. 5*b*), il imprime au bourgeon de régénération ses propres potentialités déterminantes (malgré la présence de peau, de muscles et de nerfs de cuisse) et il n'y a régénération que d'un pied phocomèle.

J'ai répété ces expériences, en transplantant sous la peau de cuisses évidées soit un carpe, soit un avant-bras ou une jambe, avec le même résultat : production de mains ou de pieds phoco-



Fig. 9.

A gauche (*a*), pattes postérieures phocomèles produites par la greffe dans la cuisse évidée du territoire jambe. A droite, patte phocomèle postérieure droite, avec duplicature, après greffe dans la cuisse du territoire jambe.

mèles (fig. 8, 9, 10 *a*). J'ai constaté que dans le cas de transplantation de la jambe, il est indifférent que celle-ci conserve sa propre innervation (on fait alors décrire au nerf sciatique une courbe sous la peau du bassin) ou qu'on y introduise les nerfs de la cuisse, nouvelle preuve de la non action spécifique des nerfs sur la morphogénie. V. Bischler (1926) a encore réalisé d'autres transplantations, en greffant, sur le dos de jeunes Tritons, des stylopodes dépourvus de squelette. Ceux-ci ont régénéré les os du zeugopode et de l'autopode, mais non leur propre squelette.

Cependant, au cours de ces expériences de régénération à partir de segments désossés, Bischler a constaté des exceptions, dont l'analyse va peut-être nous permettre de pénétrer plus avant dans l'étude de cette détermination quantitative. Après section dans le bras sans humérus, il arrive que le régénérat, normal extérieurement, se montre posséder un squelette incomplet, mais d'une façon très particulière: la main aura, par exemple, un squelette complet, le radius sera normal, tandis que le cubitus manquera ou ne sera représenté que par un rudiment. Dans d'autres cas, le squelette est, au contraire, plus développé que normalement; en plus des os



Fig. 10.

Radiographies montrant: à gauche (*a*), les pieds phocomèles du Triton de la figure 8, après greffe de territoires jambes: à droite (*b*), la patte hétérotopique du Triton de la figure 2.

de la main et de l'avant-bras, il reste, en arrière, un reliquat cartilagineux: celui-ci peut se souder à l'un des os de zeugopode, ou former un ou deux nodules indépendants, ou enfin présenter l'aspect plus ou moins typique d'une extrémité distale d'humérus. Il est évident que ces cas aberrants correspondent soit à une diminution, soit à une exagération de la masse du blastème formateur. Les résultats observés par Bischler conduisent ainsi à une nouvelle expression de la relation entre la masse du blastème et la morphogénie du régénérat, signalée par Guyénot et Schotté (1923). Il semble que, dans le cas présent, cette relation puisse s'exprimer ainsi.

1° Si la masse du blastème est normale, pour un niveau de section donné, il y a production d'une patte régénérée à squelette complet, dont toutes les parties sont proportionnées et de grandeur normale.

2° Si la masse du blastème est insuffisante, les parties squelettiques qui l'utilisent les premières se trouvent réalisées avec les dimensions qui les caractérisent normalement et le déficit ne porte que sur une des pièces squelettiques achevées en dernier lieu. Il n'y a donc pas une régulation, un nouvel arrangement dans la distribution et l'utilisation du matériel formateur, tels qu'il puisse se former une patte miniature dont toutes les parties seraient proportionnellement réduites.

3° Si le matériel du blastème est en excès, il n'y a pas non plus une régulation aboutissant à une patte géante, mais les parties se forment suivant le type normal et il reste un reliquat de matériel inutilisé, dont le sort varie avec chaque cas.

Tout se passe donc comme si, pour une surface de section donnée, il y avait, en moyenne, formation d'une masse donnée de blastème, dans laquelle chaque partie se différencie, en accaparant une *portion définie* de ce matériel. Toute insuffisance ou tout excès de ce matériel se traduit par une déficience portant sur une seule pièce squelettique ou par la persistance d'un reliquat de matériel inutilisé (Guyénot et Bischler, 1926).

Une relation analogue s'observe lorsque, sans faire varier la masse du blastème, on fait varier la surface par laquelle le régénérat peut sortir à l'extérieur. Si, par exemple, cette *surface de sortie* est réduite, par un anneau cicatriciel, à son aire centrale, il ne se forme extérieurement qu'un, deux ou trois doigts, construits sur le gabarit

normal. Il n'y a pas pour autant réajustement du matériel de manière à former une patte complète, mais miniature (GUYÉNOT et SCHOTTÉ, 1923).

Il semble cependant que P. WEISS (1926) aït observé des cas constituant une exception à cette règle. Il fend longitudinalement l'avant-bras et obtient, soit deux régénérats partiels, indépendants et complémentaires, soit une seule patte par fusion des régénérats (ces deux cas sont conformes à la loi précédente), soit enfin une régénération à partir d'*une seule* des moitiés d'avant-bras, donnant une patte complète, mais miniature. WEISS s'est basé sur ces résultats pour se livrer à d'audacieuses spéculations sur les lois des « champs de détermination » qui me paraissent au moins prématurées. Je constaterai que les pattes miniatures n'ont été obtenues que dans le cas où la régénération ne se faisait qu'aux dépens de l'une des moitiés, l'autre s'étant, sans doute par suite d'une absence d'innervation, simplement cicatrisée. Tout se passe comme si la surface de détermination, située en arrière de la surface de section, s'étant trouvée réduite, avait donné un blastème dont la masse était proportionnelle à cette nouvelle surface de détermination et aboutissait à une patte réduite dans toutes ses dimensions. Dans les expériences de déviation des nerfs, nous avons aussi observé des pattes miniature et à tous les degrés, ce qui paraît en rapport avec le fait que la surface de détermination variait d'une expérience à l'autre.

Il me semble, en effet, que dans l'analyse de ce problème, il faut, à titre d'hypothèse de travail, distinguer, d'une part, la *surface de détermination*, correspondant à l'aire de la section théorique de la portion située en arrière de la surface de sortie et exerçant l'action déterminante, à laquelle sont liées directement la masse du blastème et la dimension du régénérat et, d'autre part, la *surface de sortie* du régénérat (surface d'amputation plus ou moins modifiée par la cicatrisation) qui peut être égale ou inférieure à la surface de détermination. On peut alors distinguer les cas suivants:

a) Pour une même surface de détermination et une même surface de sortie, il y a production d'une masse de blastème, aboutissant, en moyenne, à la morphologie dite normale. Une modification, en plus ou en moins, de la masse de blastème entraîne des anomalies localisées dans l'organisation interne du squelette.

b) Pour une même surface de détermination, la réduction de la

surface de sortie aboutit à une morphologie incomplète parce que, si la masse du régénérat est virtuellement normale (à cause de la surface de détermination), il n'y a qu'une partie de cette masse qui puisse effectivement évoluer (à cause du rétrécissement de la surface de sortie). La même interprétation vaut pour les régénérats partiels obtenus par P. WEISS, lorsque la surface de sortie se trouve répartie, par la fissuration longitudinale du membre, en deux surfaces secondaires.

c) Si la surface de détermination est réduite, il y a production d'une masse réduite de blastème, proportionnée à cette surface et qui aboutit à la formation d'une patte complète, mais miniature (cas de P. WEISS, où une seule des surfaces régénère).

CONCLUSIONS.

Tel est l'état actuel de l'analyse des potentialités qualitatives et quantitatives des régénérats chez les Batraciens Urodèles. Le problème paraît posé sous une forme qui le rend chaque jour plus accessible à l'expérimentation. Je ne puis m'empêcher de signaler le très remarquable parallélisme existant entre les plus récentes découvertes de la mécanique embryonnaire et les faits rencontrés dans l'étude de cette autre morphogénie qu'est la régénération. Les territoires de régénération présentent une analogie frappante avec les localisations germinales, si brillamment analysées, en particulier par les recherches de BRACHET. Ils n'en sont probablement que l'aboutissement après cette ségrégation progressive des potentialités qui se réalise au cours de la vie embryonnaire et qui a été récemment mise en évidence, notamment par les travaux de HOADLEY.

L'indifférenciation primitive des régénérats rappelle l'indifférenciation primitive des territoires ectodermiques de l'œuf de Triton (SPEMANN et ses élèves) qui, transplantés avant la fin de la gastrulation, sont encore capables de subir un changement complet d'évolution.

L'existence d'une action déterminante exercée par la base sur les régénérats fait immédiatement penser à l'action organisatrice de la lèvre blastoporale si bien mise en évidence par l'école de SPEMANN.

Les deux ordres de recherches se heurtent sans doute aux mêmes difficultés d'analyse, mais il est réconfortant de constater qu'attaquant le problème morphogénétique par deux voies différentes, les biologistes arrivent à constater, somme toute, les mêmes lois, à retrouver des modes d'action sinon identiques, du moins très voisins, faisant penser à un mécanisme commun que l'on arrivera peut-être un jour à préciser.

Vol. 34, nº 6. — Mai 1927.

COMMUNICATION FAITE A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A BERNE LES 26 ET 27 MARS 1927.

Entwicklungsstörungen in der Bildung der Spinalganglien von Pleurodeles, erzeugt durch Defekte des umgebenden Mesoderms[1].

von

F. E. LEHMANN

(Aus dem Osborn Zoological Laboratory, Yale University New Haven Conn. U. S. A.)

Die Faktoren, die im Amphibienembryo die Differenzierung und die Gestaltung der Medullaranlage beeinflussen und lenken, haben in den letzten Jahren eine eingehende Bearbeitung erfahren. Das Studium der Faktoren, die für die allererste Entwicklung der Medullaranlage massgebend sind, ergab Folgendes. SPEMANN und seine Mitarbeiter fanden in zahlreichen Experimenten am Tritonkeim, dass das Chordamesodermmaterial die ausschlaggebende Rolle in der Determination des Medullarmaterials spielt und dass zu Beginn der Gastrulation das Ectoderm, das die Medullaranlage bildet, sich nahezu oder völlig indifferent verhält. Aber neuere Versuche (GOERTTLER an *Pleurodeles* und Axolotl, Verfasser an *Triton*) führten zum Schluss, dass auch im Ectoderm der Gastrula ein Faktor lokalisiert ist, der ausreichend für eine erste Differenzierung von Medullarsubstanz ist, auch wenn das Chordamesoderm des Keims sehr defekt ist. Es muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, die beiden Faktoren gegeneinander abzugrenzen.

Die Anordnung der differenzierten Medullarsubstanz auf dem Plattenstadium, während und nach Schluss der Falten steht weit-

[1] Ausgeführt mit Unterstützung des International Education Board, New York. Die ausführliche Arbeit wird im Journ. exp. Zool. 1927 erscheinen unter dem Titel: *Further studies on the morphogenetic rôle of the somites in the development of the nervous system of Amphibians. The differentiation and arrangement of the spinal ganglia in Pleurodeles waltli.*

gehend unter der Kontrolle des Chordamesoderms. Vor allem wird die Stellung der Medullarzellen, die Form der Falten, die Form und Masse des Medullarrohrs beeinflusst (Lehmann, 1926).

Nachdem nun einmal festgestellt war, dass das Chordamesoderm eine bedeutende Rolle in der Morphogenese der Neuralanlage spielt, war es naheliegend nachzuforschen, ob eine analoge Beziehung zwischen Somiten und der Bildung der Spinalganglien besteht. Shorey (1909) hatte bereits beim Hühnerembryo nach Zerstörung der Somiten abnorme Spinalganglien erhalten; diese Beobachtung war aber nie weiter ausgewertet worden. Ganz neuerdings hat Detwiler in zwei eingehenden Arbeiten quantitativ festgestellt, dass eine Verkleinerung der Somiten, die zu einer Verminderung der proprioceptiven Gebiete der Somiten führt, eine quantitativ berechenbare Verminderung der Zellenzahl in den Spinalganglien zur Folge hat.

Die vorliegenden Versuche wurden alle an Embryonen von *Pleurodeles waltli* ausgeführt.

In einer Serie von Experimenten (Pes) wurden mehrere Myotome einer Körperseite von Embryonen gerade nach Schluss der Medullarfalten entfernt. Das Medullarrohr und die Chorda wurden sorgfältig von allen anhaftenden Zellen befreit und die Wunde mit einem Stück Haut bedeckt, das der Ventralregion eines andern Embryos entnommen war. In den 21 Fällen, in denen eines oder mehrere Myotome völlig fehlten, waren in der muskelfreien Zone auch keine Spinalganglien gebildet worden, obwohl die Zellen der Ganglienleiste in dieser Region nicht entfernt worden waren. Denn einmal zeigen Schnitte des Operationsstadiums, dass die Ventralwanderung der Zellen noch gar nicht eingesetzt hat und ferner weisen alle Embryonen, deren Neuralrohr und Chorda wohl sorgfältig von allen anhaftenden Zellen gereinigt worden war, aber deren Myotome nicht entfernt worden waren, wohl entwickelte Spinalganglien auf. Die verbleibende Erklärung ist, dass die Zellen der Ganglienleiste nicht im Stande sind, sich in einer Region zu differenzieren, wo die Myotome völlig fehlen.

Um die Bedingungen näher zu analysieren, unter welchen Differenzierung von Ganglienzellen auftritt wurde eine zweite Serie von Experimenten (PTM) an denselben Embryonalstadien durchgeführt. Es wurde ein Stück Medullarrohr transplantiert, das auf der einen Seite sorgfältig von allen anhaftenden Zellen befreit

worden war. Auf der andern Seite waren die zugehörigen Myotome belassen worden, ebenso ventral die Chorda. Dieser ganze Gewebeblock wurde in einen längsverlaufenden Schlitz auf der Flanke eines andern gleichalten Embryo implantiert. Die myotomfreie Seite des implantierten Medullarrohrs wurde in verschiedenen Versuchen mit verschiedenen Seiten der Wirtsmyotome in Kontakt gebracht.

Die Ergebnisse führen zum Schluss, dass Differenzierung von Ganglienzellen nur unter ganz bestimmten Umständen auftritt. Wenn das implantierte Medullarrohr mit der lateralen Fläche der Wirtsmyotome in Kontakt ist, wandern die Ganglienzellen nicht in den von den Wirtsmyotomen und dem implantierten Medullarrohr gebildeten Spaltraum, sondern sammeln sich dorsal vom Medullarrohr an. Auf älteren Stadien zeigt sich, dass nur ganz wenige Ganglienzellen auf dieser Seite differenziert sind. Auch hier handelt es sich, wie bei der Extirpation der Somiten, um eine Unterdrückung der Differenzierung der Zellen der Ganglienleiste. Dagegen finden sich differenzierte Ganglienzellen in grösserer Zahl, selbst wenn das Medullarrohr in diesem Abschnitt sehr defekt ist: einmal wenn nur wenige Muskelfasern, aber in normaler Orientierung, vorhanden sind, oder wenn Stücke des axialen Knorpelskeletts entwickelt sind.

Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, dass der Zustand des Medullarrohrs, ob defekt oder nicht, keinen Einfluss auf die Differenzierung der Ganglienzellen hat. Es sind einzig die benachbarten Elemente, Muskel und Knorpel, die die Differenzierung beeinflussen. Das Wesentliche im Verhalten der Myotome ist, dass nur ihre mediale Seite die Differenzierung der Ganglienzellen fördert, während auf ihrer lateralen Seite abnormale Wanderung und unterdrückte Differenzierung der Ganglienzellen zu beobachten ist.

Es zeigt sich nun in allen Experimenten, dass unter den für die Differenzierung der Ganglienzellen notwendigen Bedingungen nicht auch ohne weiteres eine normale Anordnung der Ganglienzellen zu finden ist. In Fällen, in denen zwar Muskelfasern vorhanden sind, aber die Grenzen der Myotome unscharf sind, sind die Ganglienzellen in langen Streifen angeordnet und manchmal sind sogar die Ganglien zweier Segmente zu einem einheitlichen Gebilde verschmolzen. In Segmenten, in denen der dorsale Teil

des Myotoms eine unscharfe, der ventrale eine scharfe Grenze zeigt, ist das entsprechende Ganglion in seinem dorsalen Teil aufgelockert, während es in seinem ventralen Teil kompakt ist. Weiter sind Fälle vorhanden, in denen die Grenze von zwei benachbarten Myotomen ganz wechselnd ist und in denen sich nur ein Spinalganglion findet, das zu beiden Segmenten gehört.

Aus allen diesen Befunden ergibt sich, dass nicht die Zellen der Ganglienleiste in sich eine Tendenz haben, sich an bestimmten Stellen des Neuralrohrs in einer bestimmten Gruppierung anzusammeln Die endgültige Anordnung der Zellen scheint vielmehr in irgend einem Zusammenhang mit dem Verhalten der Myotomgrenze zu stehen, denn parallel mit Abnormalitäten in der Begrenzung der Myotome treten Störungen in der Anordnung der Ganglienzellen auf

In einer Reihe von Fällen waren die Myotome der einen Körperseite gegen die der andern verschoben worden; es lagen dann die Ganglien desselben Segments mit ihren Wurzeln links und rechts auf verschiedener Höhe. So ist auch in diesen Fällen nicht die Beziehung zu einer bestimmten Stelle des Neuralrohrs, sondern die Beziehung zur Grenze des Myotoms massgebend für die Lage der Ganglien und ihrer Wurzeln.

Alle die angeführten Tatsachen legen den Schluss nahe, dass das Myotom in der Differenzierung und Anordnung der Zellen der Ganglienleiste eine grosse Rolle spielt und dass ihm ganz bestimmte Eigenschaften zugeschrieben werden müssen. Die mediale Fläche der Myotome ermöglicht die Differenzierung, die laterale Fläche hemmt sie. Die Grenzen der Myotome sind massgebend für die segmentale Anordnung der Ganglienzellen. Man muss wohl im Myotom das Vorhandensein eines Gefälles in medio-lateraler Richtung annehmen; dies würde das gegensätzliche Verhalten der Ganglienzellen an der medialen und der lateralen Myotomfläche erklären. Ein zweites Gefälle in anteroposteriorer Richtung, aufrecht erhalten durch die Segmentgrenzen, muss als Faktor für die kompakte Anordnung der Ganglienzellen angenommen werden. Es ist selbstverständlich nicht möglich zu entscheiden, welcher Natur diese Gefälle sind.

Jedenfalls liefern die dargestellten Experimente weitere Tatsachen, die die Bedeutung des Mesoderms für die erste Entwicklung des Nervensystems der Amphibien klar stellen. Die Ergebnisse

dieser Experimente erlauben uns auch zu unterscheiden zwischen Faktoren, welche die Zellen zu histologischer Differenzierung determinieren und Faktoren, welche die typische Anordnung determinierter Elemente herbeiführen.

Es darf nicht vergessen werden, dass einzig normale Differenzierung und normale Anordnung der differenzierten Elemente zusammen den normalen Typ ergeben. Eine ausschliessliche Berücksichtigung der für die Differenzierung in Frage kommenden Faktoren kann leicht zu einer schiefen Auffassung der Entwicklungsvorgänge und zur Verkennung mancher Faktoren führen, die in der Hauptsache nur für die Anordnung der differenzierten Elemente in Frage kommen. Gerade nun in den vorliegenden Versuchen war es besonders angebracht, eine scharfe Unterscheidung zu machen, zwischen Faktoren, die die Differenzierung, und Faktoren die die Anordnung der differenzierten Elemente determinieren.

Vol. 34, nº 7. — Mai 1927.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Berne les 26 et 27 mars 1927.

Dedifferenzierung bei Seeanemonen und ihre Bedeutung für das Problem der Axialgradienten.

von

Adolf PORTMANN
Zoologische Anstalt der Universität Basel.

Bei vielen niederen Organismen, bei denen die Beziehungen der Organe nicht durch ein übergeordnetes Zentralnervensystem kontrolliert werden, hat man eine regelmässige Abnahme der Stoffwechselintensität von einem Pol zum andern gefunden, ein Stoffwechselgefälle, das unter dem Namen « *Axialgradient* » vor allem durch die Untersuchungen von Child und seiner Schüler bekannt geworden ist. Bei Coelenteraten, Würmern und vielen Embryonalstadien wurden solche Axialgradienten festgestellt. Das Verhalten dieser Organismen in sehr schwachen Giftlösungen (z. B. KCN) hat zu der Auffassung geführt, dass der Pol mit lebhaftem Stoffwechsel durch die Giftlösung stärker geschädigt werde, als der andere. Man nimmt also an, dass in Giftlösungen die Regionen mit schwächerem Stoffwechsel fast normal weiter leben und sich dabei auf Kosten des geschädigten Pols erhalten, diesen z. B. resorbieren. Huxley hat diese Erscheinung als Dominanzwechsel bezeichnet und legt ihr grosse Bedeutung für viele ontogenetische Prozesse bei.

Meine Untersuchungen über Dedifferenzierung an der Seeanemone *Aiptasia carnea* Andr., bei denen auf eingehende histologische Prüfung Gewicht gelegt wurde, haben mir gezeigt, wie vorsichtig wir bei solchen physiologischen Deutungen von äusserlich am Tier sichtbaren Veränderungen sein müssen.

Die äusserlich sichtbaren Erscheinungen der Rückbildung an Tieren, die in schwache Giftlösungen gebracht werden, lassen sich sehr wohl in der Weise deuten, wie es HUXLEY beispielsweise bei der Ascidie *Perophora* und bei Hydroiden versucht hat.

Man sieht nämlich, wie bei Aiptasien in Lösungen, die 1/16000 oder 1/32000 der Normallösung von KCN darstellen, zuerst die Tentakeln kleiner werden, ihre Kontraktilität einbüssen und dann zu winzigen Stummeln reduziert werden. Schliesslich zerfallen die Reste und man sieht in der Mundscheibe noch die Löcher als letzte Spuren. Manche Aiptasien gehen darauf zugrunde, während bei resistenteren die Mundscheibe auch zerfällt, sodass Schlundrohr und Mauerblatt nur durch eine lockere, neugebildete Deckschicht von Stützzellen verbunden sind. Mauerblatt und Fusscheibe sind auf diesem Stadium auch etwas kleiner geworden, aber ihre Rückbildung ist, äusserlich wenigstens, geringfügig gegenüber der der oralen Partie der Seeanemone.

Wird die *Aiptasia* auf irgend einer Stufe dieser Rückbildungsvorgänge in normales Seewasser gebracht, so regeneriert sie Mundscheibe und Tentakel und wird wieder zu einem völlig normalen Tier.

Wenn wir annehmen, dass die Seeanemonen wie viele Cölenteraten einen Axialgradienten aufweisen, dass also der Stoffwechsel am animalen Pol maximal ist, lassen sich die Reduktionsvorgänge wie folgt deuten.

Die orale Partie, mit intensiverem Stoffwechsel wird in der Giftlösung am stärksten geschädigt; die Regionen mit geringerer Stoffwechselintensität — Mauerblatt und Fusscheibe — weit weniger. Die letzteren Zonen leben in der Giftlösung normal weiter, während in der oralen Partie Zerfallserscheinungen auftreten. Die zerfallene orale Region wird resorbiert von der annähernd normal bleibenden aboralen Partie.

Wir stehen also anscheinend einem typischen « Dominanzwechsel » gegenüber. Die genaue histologische Prüfung zeigt aber, dass der äussere Anschein uns in diesem Falle über die tatsächlichen Vorgänge täuscht. Wir beobachten in grossen Zügen folgendes:

In den Tentakeln verändert sich zuerst das Ectoderm, indem die Muskelzellen sich verkürzen, die Drüsen- und Stützzellen aber zu frei beweglichen Phagozyten werden, die sich vor allem auf Kosten der Nessel- und Muskelzellen ernähren. Das Entoderm bleibt viel länger intakt; seine Widerstandsfähigkeit gegenüber

Giftlösungen ist also von der des Ectoderms verschieden. Auch im Mauerblatt ist die Giftwirkung im Ectoderm viel stärker als im Entoderm. Der Unterschied ist so gross, dass auf Stadien, wo schon alle Tentakeln verschwunden sind, das Entoderm noch fast völlig intakt ist (nur die symbiontischen Algen sind verdaut worden), während im Ectoderm starke Phagocytose herrscht. Besonders auffällig ist der Unterschied zwischen ecto- und entodermalen Muskelfasern. Die ersteren, die je eine ganze Zelle repräsentieren, sind von Phagozyten verzehrt oder aus dem Ectoderm ausgetreten, die letzteren, die nur basale Teilprodukte der Epithelzellen sind, zeigen noch keine Veränderung.

Wichtig ist aber vor allem, dass gleichzeitig, wenn am oralen Pol die Umbildung der Epithelien beginnt, auch am aboralen Ende in der Fusscheibe eine ebenso intensive innere Umgestaltung auftritt, indem auch dort viele Zellen — besonders Drüsenelemente — zu Phagozyten werden. Die Giftwirkung ist also auch aboral viel stärker, als man es von aussen wahrnehmen kann. Interessant ist das Verhalten des Schlundrohres, das bis in die spätesten Stadien, wo Mundscheibe und Tentakel zerfallen sind, fast völlig normal bleibt, obschon es bei seiner oralen Lage viel stärker unter der Giftwirkung leiden sollte, als die Fusscheibe. In den Septen wirkt KCN vor allem auf die Septenwand, wo starke Phagozytose einsetzt; dagegen bleibt der Drüsenstreifen fast unverändert.

Orale und aborale Partien der *Aiptasia* zeigen also ähnliche Schädigung durch die KCN-Lösung, während Ecto- und Entoderm, oder Organe verschiedener Differenzierung wie Septum und Drüsenstreifen an derselben Körperstelle auf KCN ganz verschieden reagieren. Der resistenteste Teil, das Schlundrohr, liegt dicht neben der am meisten geschädigten Mundscheibe-Tentakelpartie.

Alle diese Beobachtungen zeigen, dass wir, trotz des äusseren Anscheins, der für das Vorhandensein eines Axialgradienten spricht, nicht annehmen dürfen, dass bei *Aiptasia* der Stoffwechsel längs der Hauptachse regelmässig abnehme. Wir sehen vielmehr, dass die Differenzierung der verschiedenen Körperregionen der Seeanemone viel tiefgreifender ist, als der Bau des normalen Tiers uns verrät. Der KCN-Versuch deckt uns die Existenz von « Organen » auf. Sie sind es, die auf die Giftlösung in verschiedenem Masse reagieren, und zwar unabhängig von ihrer mehr oralen oder aboralen Lage im Körper.

Durch diese Resultate an *Aiptasia* soll nicht etwa ganz allgemein das Vorhandensein von Axialgradienten bestritten werden. Solche mögen in vielen Fällen existieren; da sie aber allzuoft einzig aus den äusseren Veränderungen am Tiere erschlossen wurden, und meist keine oder nur ganz ungenügende zytologische Nachprüfung stattgefunden hat, so möchte ich doch auf die grossen Täuschungen hinweisen, die möglich sind wenn wir nur äusserlich sichtbare Wirkungen der Giftlösung in Betracht ziehen. Auch die blosse Feststellung von vermehrtem O_2-Verbrauch oder verstärkter CO_2-Ausscheidung an einem Körperende darf nicht zur Annahme eines Axialgradienten verleiten, da diese Phänomene auch durch lebhaften Stoffwechsel nur eines Teils der betreffenden Körperpartie, d. h. durch lokalisierte Organe bewirkt sein können.

Wenn wir die histologischen Verhältnisse bei solchen Feststellungen nicht mitberücksichtigen, so laufen wir Gefahr, eine schematisch-oberflächliche Auffassung der sog. « niederen » Organismen an Stelle der tatsächlichen Mannigfaltigkeit zu setzen. Dadurch wird aber gerade das eigentliche Problem, die Frage nach der histologischen Differenzierung, die auf diesen niederen Organisationsstufen einsetzt, verschleiert.

ZITIERTE LITTERATUR.

HUXLEY, I. S., *Studies in Dedifferentiation.* II. *Dedifferentiation und Resorption in Perophora.* Quart. Journ. of mikroscop. Science, Vol. 65, 1921.

PORTMANN, A. *Studien über Dedifferenzierung bei der Seenemone Aiptasia carnea Andr.* Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., Bd. 4, 1926.

Vol. 34, nº 8. — Mai 1927.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Berne les 26 et 27 mars 1927.

Nos connaissances actuelles sur le cycle chromosomique et la meiose chez les Sporozoaires.

par

André NAVILLE

Chef des Travaux de Zoologie à la Faculté des Sciences de Genève.

Le premier travail qui pose, sur des bases cytologiques sérieuses, le problème du cycle chromosomique d'un Sporozoaire, est celui de Mulsow (1911). Depuis cette époque les recherches de quelques protistologues ont vu le jour et ont conduit à des résultats souvent contradictoires. Dans le but d'élucider cette question je me suis donné pour tâche de reprendre l'étude de la meiose chez une série de Sporozoaires appartenant à des groupes divers. Ces recherches, encore inachevées, permettent cependant de formuler d'emblée quelques conclusions au sujet de l'évolution nucléaire des Coccidies et des Grégarines.

Coccidies. — Les anciennes recherches de Schaudinn (1902), effectuées sur *Cyclospora caryolytica*, montraient que le macrogamète, avant sa maturité, expulse par deux fois un noyau de déchet qui dégénère secondairement dans le cytoplasme. Schaudinn vit dans ce phénomène une véritable réduction chromatique. Plus récemment (Naville, 1925), j'ai montré que chez les *Aggregata* des Céphalopodes on assiste également à une expulsion dans le cytoplasme du macrogamète de deux noyaux successifs, et celà très vraisemblablement par voie mitotique. Les recherches de Dobell (1925) et de Naville (1925) sur le cycle chromosomique de ces Sporozoaires ayant montré d'autre part qu'il ne s'agit pas là d'un phénomène

réductionnel, restait à en discerner l'origine, à en comprendre la cause. C'est en étudiant le cycle chromosomique de la *Klossia helicina* (A. Schneider) que je crois avoir trouvé l'interprétation de ces noyaux secondaires. Chez cette espèce, en effet, on assiste, après la schizogonie, à une gamogonie qui s'opère par deux divisions successives du mérozoïte, celà à l'intérieur d'une même cellule de l'hôte. De ces quatre éléments, trois d'entre eux se différencient le plus souvent en microgamétocytes, tandis que le quatrième donne un macrogamétocyte. On retrouve donc chez *Klossia* un phénomène analogue à celui qu'a découvert Reich (1913) chez *Eimeria stiedae.* Enfin Guyénot, Naville et Ponse avaient décrit en 1922 une double schizogonie chez *Eimeria tropidonoti.* Rien ne s'oppose à envisager la dernière phase de multiplication schizogonique de cette Coccidie comme une véritable gamogonie.

Les noyaux secondaires des *Aggregata*, de même que ceux que Schaudinn observait chez *Cyclospora caryolytica*, sont dus vraisemblablement à des divisions abortives du mérozoïte, lequel subirait alors une sexualisation anticipée.

Cette hypothèse mériterait d'être étayée sur de nouveaux faits. Elle explique fort bien les expulsions nucléaires des gamétocytes observés chez divers Coccidiens, et permet une interprétation plus générale du cycle même de ces organismes. La schizogonie serait donc suivie d'une gamogonie pouvant, dans certains cas, aboutir à la formation de plusieurs gamétocytes (*Eimeria stiedae*, *Klossia helicina*), dans d'autres cas, au contraire, se présenter sous une forme involuée, abortive, décelable seulement par les phénomènes nucléaires qui précèdent la maturité de l'ookinète (*Aggregata eberthi*, *Cyclospora caryolytica*).

Quant à la réduction chromatique elle-même, elle semble avoir lieu chez toutes les Coccidies étudiées à ce point de vue, directement après la fécondation. Il se produirait alors ce que l'on peut appeler une zygo-meiose (ou meiose zygotique). Mes recherches (1925) ainsi que celles de Dobell (1925), effectuées toutes deux sur *Aggregata eberthi*, ont montré que la fécondation du macrogamète est suivi d'une véritable copulation des chromosomes paternels et maternels. Mais cette copulation, de très courte durée, prend fin avec la première division du zygote qui se montre hétérotypique et qui ne fait que séparer les constituants de chaque paire. Durant cette courte période diploïde, on assiste donc à une

véritable phase synapténique. Mais les détails de cette période diploïdique du noyau du zygote peuvent être suivis avec plus de précision chez la *Klossia helicina*. J'ai pu montrer (NAVILLE, 1927*a*) que chez cette espèce la période qui suit la fécondation est caractérisée par une série d'aspects de la chromatine nucléaire qui rappellent énormément les structures qui précèdent, réalisent et suivent la synapsis des cytes I des Métazoaires. Il semble donc que la synapsis et les phases qui l'accompagnent constituent l'axe même du phénomène de caryomixie, autrement dit la raison d'être de l'état diploïde.

Les deux groupes de Coccidies vraies (*Coccidiida* et *Adeleida*) dont nous connaissions le cycle chromosomique sont donc des haplontes (organismes haploïdes) et leur réduction chromatique constitue une zygo-meiose.

Haemogregarines. — Le cycle chromosomique et la meïose ne sont connus dans ce groupe que par le seul travail de REICHENOW (1921) qui décrit avec détails la fécondation du *Caryolysus lacertarum*. Chez cette espèce il trouve également un cycle haploïde et la réduction se fait de suite après la fécondation par zygo-meiose. REICHENOW n'a malheureusement pas suivi en détail les phases synapténiques, et ne décrit que la synapsis elle-même qui se confond avec le fuseau de fécondation des auteurs. Ce groupe, comme les Coccidies vraies, est constitué par de véritables haplontes.

Haemosporidies. — Le groupe des Haemosporidies marque une lacune complète en ce qui concerne le cycle chromosomique de ces animaux. Le macrogamétocyste expulserait par deux fois un petit corps chromatoïde d'origine nucléaire peu avant la fécondation. Il est possible que ce corpuscule ne résulte pas d'une véritable division du noyau, mais corresponde seulement à une expulsion d'une partie de la chromatine du noyau (schismastadium de MOROFF), ou même d'un caryosome.

Ceci ne nous apprend donc rien de précis sur la réduction chromatique de ces Sporozoaires.

Grégarines. — Nos connaissances actuelles sur le cycle chromosomique des Grégarines conduisent à deux interprétations contradictoires qui semblent toutes deux étayées sur des observations très précises.

MULSOW (1911), étudiant le développement de *Monocystis ros-*

trata, constate que les gamontes présentent huit chromosomes, alors que les dernières cinèses avant la formation des gamètes n'en comprennent que quatre. BASTIN (1919) pense que chez *M. agilis* la réduction numérique des chromosomes se fait à l'avant-dernière cinèse précédant la formation des gamètes. Mais les observations de BASTIN sont cytologiquement insuffisantes. MULSOW (1911) se trouve en but aux attaques de JAMESON qui pense qu'il a dû confondre deux espèces de *Monocystis*. Son interprétation se trouve cependant vérifiée dans deux genres différents par mes propres recherches:

Chez *Urospora lagidis* (NAVILLE, 1927 *b*) les cinèses des deux gamontes en syzygie montrent tout d'abord quatre chromosomes. Puis, durant la période qui précède la formation des gamètes, on peut observer des cinèses hétérotypiques réductionnelles qui séparent les constituants des paires chromosomiques de telle sorte que les deux pôles cinétiques ne comportent plus que deux chromosomes. A cette division réductrice fait suite une ou plusieurs divisions homéotypiques des noyaux réduits. Chaque gamète contient donc deux chromosomes. Le zygote sitôt formé, le syncaryon montre une synapsis caractérisée par un accouplement de chromosomes parentaux deux à deux. Cette phase constitue une synapsis bientôt suivie d'une diakinèse. Mais la première division du sporocyste se fait par division de chaque chromosome si bien que le nombre diploïde est maintenu. *Urospora lagidis* se comporte donc comme un organisme diploïde normal avec cette différence que la phase de synapsis suit de près la fécondation. Il y a donc dans ce cas un ségrégation dans le temps entre la période synapténique et la meiose.

Chez trois formes de *Monocystis* étudiées (NAVILLE, 1927 *c*) j'ai retrouvé une réduction chromatique du même type que celle d'*Urospora lagidis*. Cependant chez les *Monocystis* je n'ai pu déterminer si la copulation des chromosomes (phases synapténiques et suivantes) se produisait directement après la fécondation ou bien plus tard avant la première cinèse du gamonte. Les *Monocystis* présentent donc un cycle diploïdique.

Le travail de JAMESON (1920) décrit chez une autre Grégarine, *Diplocystis schneideri*, un cycle d'une toute autre allure. La réduction a lieu directement après la fécondation, à la première division du noyau du sporocyste ; cette cinèse est hérérotypique. Il en résulte

que toutes les divisions somatiques montrent trois chromosomes (nombre haploïde), seul le zygote est diploïde. Le cycle décrit par Jameson est donc comparable à celui des *Aggregata*; le *Diplocystis schneideri* est un haplonte et la réduction se fait par zygo-meiose.

Jameson qui conclut que la zygo-meiose est générale chez les Grégarines cite en faveur de sa théorie une série d'espèces dont le nombre de chromosomes des mitoses somatiques est impair. Il ne saurait s'agir dans ce cas que d'organismes haploïdes (*Gregarina ovata*, *Echinomera hispida*, *Nina gracilis*, *Diplocystis major* et *minor*, *Gregarina munieri*, *Uradiophora cuenoti*). L'hypothèse d'un pseudochromosome d'origine caryosomienne rendrait compte de ce fait tout en restant compatible avec un cycle diploïdique; mais cette hypothèse est bien invraisemblable. Les figures de Jameson ne laissent d'ailleurs aucun doute quant à l'exactitude de son interprétation.

Les Grégarines forment donc un groupe hétérogène chez lequel les processus réductionnels sont variés.

Existe-t-il des modalités de la meiose intermédiaires entre ces deux types extrèmes ? Certaines observations semblent autoriser cette hypothèse. En effet, Paehler (1904) et Schnitzler (1905) ont décrit dans les gamètes de *Grégarina ovata* une sorte d'expulsion chromatique analogue à l'émission des globules polaires. Schellack (1912), à vrai dire, ne retrouve pas exactement les phénomènes observés par ces deux auteurs et l'interprétation de Paehler reste très douteuse.

Enfin Tregouboff (1914), chez *Stenophora juli*, ne constate aucune réduction durant la gamétogenèse. Par contre il observe une expulsion chromatique soit avant, soit pendant, soit après la caryomixie.

Le groupe des Grégarines nous montre vraisemblablement une très grande variété dans les phénomènes réductionnels, celà depuis l'organisme haploïdique type, jusqu'au diplonte par excellence qui, comme *Stenophora juli* d'après Trégouboff, ne réduirait ses noyaux gamétiques qu'au cours de la caryomixie.

Schizogrégarines. — On ne sait rien du cycle chromosomique de ces Sporozoaires.

Myxosporidies. — On sait fort peu de choses sur le cycle chromosomique de ces Sporozoaires. Georgewitch (1919) trouve dans

les noyaux des germes amiboïdes de *Myxidium gadi* deux granules chromatiques qu'il considère comme des chromosomes. Les mitoses végétatives de la même espèce montrent par contre quatre chromosomes. Géorgewitch (1919) pense qu'il s'agit là de phénomènes réductionnels, ce qui n'est nullement démontré. Nemeczek (1922) pense que les Myxosporidies sont des haplontes, et base ses conclusions sur des observations trop fragmentaires pour pouvoir être exactement interprétées. Autant dire que nous ignorons complètement les phénomènes réductionnels des Myxosporidies.

Microsporidies. — La seule observation concernant les Microsporidies est due à E. Guyénot et K. Ponse (1926) qui montrent que la multiplication schizogonique de *Plistophora bufonis* présente des mitoses à trois chromosomes. Ce nombre impair d'éléments chromatiques nous conduit à admettre qu'il s'agit, dans ce cas encore, d'organismes haploïdes.

Actinomyxides et *Haplosporidies.* — On ne connait rien de précis au sujet de la réduction chromatique de ces deux groupes.

Dans les autres classes de Protozoaires, seuls les Phytoflagellates semblent montrer des phénomènes analogues. Pascher (1916 et 1918) démontra par le croisement de deux formes de *Chlamydomonas* et les disjonctions qui en résultent, que ces Flagellés, eux aussi, doivent être des organismes haploïdiques. Là encore l'observation cytologique manque totalement.

Par contre, si l'on examine les Algues, au point de vue de leur cycle chromosomique, on sait actuellement que les Desmidiacées, les Zygnemacées, de même que les *Spirogyra*, sont tous des haplontes.

Les Champignons inférieurs montrent par contre une plus grande diversité dans leurs phénomènes réductionnels. Alors que les Phycomycètes (Chytridinées, Oomycètes et Zygomycètes) sont tous des haplontes véritables dont seul le zygote représente la phase sporophytique; les Ascomycètes montrent déjà le passage d'un haplonte véritable (Protascinées) à un état diploïdique de plus longue durée (Ascomycètes vrais). Quant aux Basidiomycètes, la phase diploïde comprend la plus grande partie du cycle.

La comparaison des cycles chromosomiques de Sporozaires et des Champignons inférieurs suggère l'idée d'une parenté assez étroite entre ces organismes, d'apparence si différents. Debaisieux déjà, avait noté les grandes analogies qui unissent les Haplospo-

ridies aux Chytridinées. L'étude, qui reste à faire, du cycle chromosomique des différents groupes de Néosporidies, permettra vraisemblablement de pousser plus loin la comparaison et de sonder les affinités intimes qui existent peut-être entre ces groupes de prime abord si divers.

BIBLIOGRAPHIE

On trouvera la bibliographie de cette question ainsi que les références concernant les auteurs cités dans les travaux suivants:

1925. NAVILLE A. *Recherches sur le cycle sporogonique des Aggregata.* Rev. suisse Zool. vol. 32 p. 125-179.

1927. —— *Recherches sur le cycle évolutif et chromosomique de Klossia helicina.* Arch. f. Protistenk, Bd. 57, p. 427-474.

1927. —— *Le cycle chromosomique d'Urospora lagidis.* Parasitology, vol. 19, nº 1, p. 100-138.

Vol. 34, nº 9. — Mai 1927.

COMMUNICATION FAITE A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A BERNE LES 26 ET 27 MARS 1927.

Experimente über den Geruchsinn der Viper.

von

Prof. F. BAUMANN
Zoologisches Institut Bern.

Mit 7 Textfiguren.

Bei jungen Vipern, die von ihrer natürlichen Nahrung, junge Eidechsen, über einige Zwischenstufen auf Rindfleisch dressiert wurden, konnte ich feststellen, dass sie in der ersten Zeit immer lieber Rindfleischstücke mit Blut, Gehirn oder Darminhalt eines Beutetieres beschmiert annahmen, als ohne solche Beigabe. Sie zeigten auch schon aus einer Entfernung von ca. 2 cm lebhaftes Interesse für die behandelten Stücke, was für Rindfleischstücke allein nicht zutraf. Dieses Verhalten, für das in erster Linie Geruchsreize in Frage kommen mussten, veranlasste die Experimente über den Geruchsinn der Viper, die im Folgenden kurz besprochen werden sollen.

Für diese Experimente verwendete ich, nach verschiedenen Vorversuchen, hauptsächlich einen quadratischen Versuchskasten von 1 m Seitenlänge, dessen Boden mit Eternit-Platten abgedeckt und mit Kies bestreut wurde. Der Bodenbelag wurde nach jedem Versuch geändert. Zum Verstecken der Beute dienten vier Kästchen, von 7 cm Seitenlänge und 2½ cm Höhe, mit dichten Drahtgazewandungen, die durch einen etwas schmaleren Deckel gedeckt wurden, so dass eine Einstiegspalte für die Viper vorhanden war. Sie fanden in 20 cm Entfernung von den Ecken des Versuchskastens Aufstellung. Diese Versuchsanordnung schloss für die Suchaktion der Viper nach der versteckten Beute alle Gesichts-, Tast- und

Geschmacksreizungen aus. Bei einigen Versuchen kamen kleinere Terrarien mit sonst im Prinzip gleichen Versuchsbedingungen zur Verwendung.

In einem der Kästchen wurde zu Beginn eines jeden Versuches ein Beuteobjekt versteckt und zwar immer so, dass die Versuchsviper den Vorgang des Versteckens nicht sehen konnte. Die Viper hatte dann die Beute zu suchen; die Bewegungen ihres Kopfes wurden, unter gleichzeitiger Zeitkontrolle, in einen Grundriss des Versuchskastens eingezeichnet.

Tabelle 1.

Vorangehende Reizung			Der Geruch der Beute löst aus				
Art der Reizung	Zahl der Versuche	Suchbewegungen als Folge der Reizung	Suchbewegungen in Umgebung d. Beute	Kriechen auf Beute Kästchen	Hinuntersteigen in Beute Kästchen	Herausholen der Beute	Keine Reaktion
1. Beissen von lebender Maus oder Maushälfte	15 (6)	14	14	14	14	12	1
2. Beissen von lebender Maus und Geruchspur von toter Maus . .	5 (3)	5	4	4	4	4	
3. Beissen von lebender Maus und Geruchspur von lebender Maus .	2 (1)	2	2	2			
4. Keine vorangehende Reizung	6 (3)		4	4	3	1	2

Die eingeklammerten Zahlen bezeichnen die Anzahl der Versuchstiere.

In Tabelle 1 sind die hauptsächlichsten Kategorien der ausgeführten Experimente zusammengestellt. Bevor ich aber auf die Besprechung ihrer Ergebnisse eintrete, seien einige allgemeine Angaben gemacht. Aus der Tabelle ist ersichtlich, dass allen Geruchsexperimenten, mit Ausnahme derjenigen der letzten Kategorie, eine Reizung der Versuchsviper vorangeht, und zwar

fanden nur solche Reize Verwendung, die auch unter natürlichen Bedingungen in Betracht kommen können. Diese lösen, wie noch eingehender zu besprechen sein wird, bei dem Versuchstier Suchbewegungen aus. Neben ihnen treten dann im weitern auch Suchbewegungen auf, die durch den Geruch der Beute ausgelöst werden. Vom gewöhnlichen Kriechen unterscheiden sich die Suchbewegungen dadurch, dass sie meist rascher sind und immer in ruckartigem Hinundherbewegen des Vorderkörpers bestehen. Sie sind nach einer Reizung durch Biss oder durch vorübergehendes Anpackenlassen der Beute weit und von lebhaftem Züngeln begleitet. Werden sie durch den Geruch der Beute ausgelöst, so sind sie eng und begleitet von einem eigentümlich kurzen Züngeln, bestehend in rasch aufeinanderfolgendem, nur teilweisem Ausstossen und Einziehen der Zunge (Fig. 1, Fig. 2).

Ein ganz ähnliches Züngeln, gepaart aber dann mit langsamem, vorsichtigem Vorwärtsbewegen, kann man bei der Verfolgung der

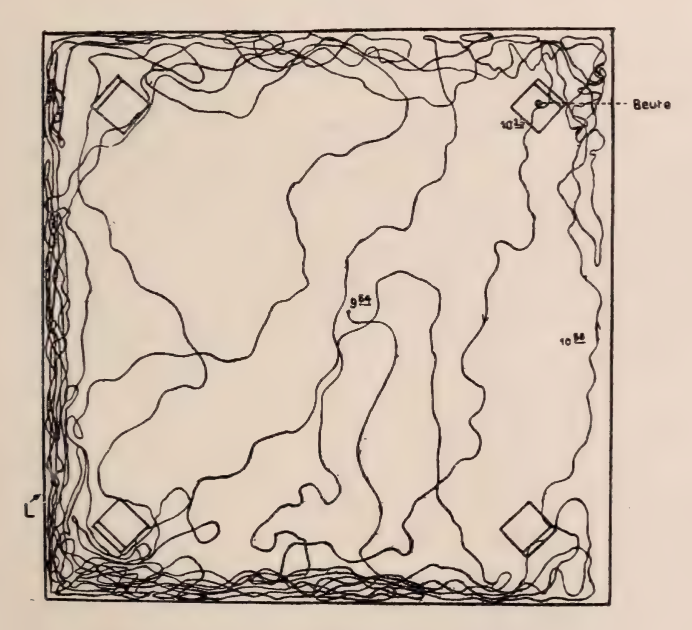


Fig. 1.

N° 5. Versuch a. 14.II.1927.

Kein Biss. Keine weiten Suchbewegungen, nur langsames Kriechen. Geruch der Beute löst keine engen Suchbewegungen aus. Kein Herausholen der Beute.



Fig. 2.

N° 5. Versuch b. 14.II.1927.

Nach Biss weite Suchbewegungen. Geruch der versteckten Beute löst enge Suchbewegungen um und auf Kästchen aus. Hineinsteigen zur Beute.

Spuren der durch Biss getöteten Beutetiere feststellen (Fig. 4, 5, 7).

Hat dann die Viper das Versteck der Beute gefunden, so presst sie die Schnauze an die Wandungen oder auf den Deckel des Kästchens und bewegt den Kopf in ruckartigen Stössen, auf das höchste interessiert, hin und her, ohne zu züngeln. Sie sucht an die festgestellte Beute zu gelangen.

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich, wurde die weitere Handlung, neben den besprochenen Suchbewegungen, eingeteilt in ein Kriechen auf das Beutekästchen, in ein Hinuntersteigen zur Beute und in ein Herausholen derselben.

Der Ablauf der ganzen Handlung ist also der folgende: Der Bissreiz löst weite Suchbewegungen aus; diese bringen die Viper in den Geruchsbereich der Beute. Der Geruch der Beute bedingt enge Suchbewegungen in der Umgebung des Beutekästchens und endlich, nach Kriechen auf das Kästchen und Hinuntersteigen zur

Beute, wird diese herausgeholt. Es ist klar, dass der Ablauf der Handlung nicht immer so glatt zu gehen braucht; sie führt oft erst nach verschiedenen Versuchen und Ansätzen zum Ziel.

Nun sei auf die verschiedenen Kategorien von Experimenten und ihre Ergebnisse, wie sie in Tabelle 1 zusammengestellt sind, näher eingetreten.

I. Grundversuche (Versuchsreihen 1 und 4).

1. *Versuchsreihe.* — Die vorangehende Reizung erfolgt durch Beissen- oder Anpackenlassen einer Beute (lebende oder tote Maus oder Maushälfte). Die Beute wird dann versteckt und wird von der Versuchsviper gesucht.

Es wurden mit 6 Versuchstieren 15 Versuche durchgeführt. Nur einer blieb resultatlos, alle 14 andern führten nach Suchbewegungen zum Auffinden des Beutekästchens, zum Hinuntersteigen in dasselbe und in 12 Fällen wurde die Beute herausgeholt (Tabelle 1). Der Verlauf der Handlung ist aus Fig. 3 ersichtlich.



N° 5. Fig. 3. 10.II.1927.

Der Biss löst weite Suchbewegungen, der Geruch der versteckten Beute enge Suchbewegungen um und auf Kästchen aus. Herausholen der Beute nach 23 Minuten.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe zeigen, dass die Viper befähigt ist, vermittelst ihres Geruchsinnes eine von ihr gebissene Beute aufzufinden.

4. *Versuchsreihe.* — Dem eigentlichen Geruchsexperiment geht keine Reizung des Versuchstieres voraus.

Es wurden mit 3 Versuchsvipern 6 Experimente durchgeführt. Sie bestanden darin, dass das Versuchstier eine von einer andern Viper durch Biss getötete, in einem der Kästchen versteckte Maus oder Maushälfte zu suchen hatte. Zwei Versuche blieben vollständig resultatlos. Man kann sich denken, dass die Tiere nicht fressen wollen. Das trifft in einem Fall sicher nicht zu, denn die Viper reagierte ca. 1½ Studen später, nachdem sie gebissen hatte, prompt mit Suchbewegungen und Auffinden der Beute (vergl. Fig. 1 und Fig. 2). Der andere Fall wurde, da er einer der ersten war nicht in dieser Weise nachkontrolliert. Das Tier hatte lange nicht gefressen, so dass der negative Ausfall eigentlich unerwartet war. In vier Fällen erfolgten, wie aus Tabelle 1 ersichtlich, Suchbewegungen in der Umgebung der Beute, dann ein Kriechen auf das Beutekästchen, in drei Fällen ein Hinuntersteigen zur Beute, aber nur in einem Fall ein Herausholen der letzteren. Suchbewegungen als Reaktion auf Biss fehlen natürlich vollständig und auch diejenigen, die der Geruch der Beute auslöst, sind in der Mehrzahl der Fälle weniger typisch als in der Versuchsreihe 1 (vergl. Fig. 1).

Die Viper kommt in diesen Versuchen ganz zufällig in die Reaktionsphäre des Geruchs der Beute. Der Geruchsreiz allein löst die Handlungen aus, die zum Auffinden des Beutekästchens führen. In den meisten Fällen sind aber diese Geruchsreize allein zu wenig stark, um den vollständigen Ablauf der Handlungskette zu bedingen. Die Zahl der Versuche dürfte grösser sein.

Aus diesen beiden Versuchsreihen geht mit Deutlichkeit hervor, dass die Viper im Stande ist, mit Hilfe des Geruchsinnes eine versteckte Beute aufzufinden. Der Ablauf der ganzen Handlungskette ist aber ein viel schnellerer und sicherer, wenn durch Beissen- oder Anpackenlassen der Beute zuerst eine Reizung erfolgt und schon dadurch Suchbewegungen ausgelöst werden. Diese bringen die Viper in den Geruchsbereich der Beute und dieser Geruchsreiz, kombiniert mit dem Bissreiz, bedingt, nach meinem Dafürhalten,

einen raschen Ablauf, gewöhnlich auch einen vollständigen Abschluss der ganzen Handlung.

So komme ich dazu, den Biss als von primärer Bedeutung für den ganzen Handlungskomplex anzusehen. Er wird bedingt durch Sinneseindrücke und ist der Auftakt zur Reizung einer Reihe von neuen Sinnescentren, die mit der Auslösung der Suchbewegungen antworten. Sind die dem Biss vorangehenden Reize in der Hauptsache Gesichtsreize, so spielen im zweiten Fall wahrscheinlich vor allem Geruchs- und Geschmacksreize eine Rolle. Wie sind nun aber die Fälle zu erklären, in denen trotz des Bisses keine Suchbewegungen, oder erst nach längerer Zeit festzustellen sind. Ein solches Verhalten konnte ich bei ganz verschiedenen Versuchsvipern häufig feststellen. Die zweite Reizung wird wahrscheinlich bei ihnen durch eine stärkere erste überdeckt, wenn das zu beissende Tier ein grosses oder wehrhaftes ist. Der Biss, bedingt durch Gesichtseindrücke, ist dann in erster Linie ein Verteidigungsbiss. Erst nach Abklingen dieser ersten Reizung kann die zweite noch zur Auswirkung gelangen und unter Umständen Suchbewegungen auslösen.

II. Versuche mit Mausspuren (Versuchsreihen 2 und 3).

2. *Versuchsreihe.* — Die Versuchsviper tötet im Wohnterrarium durch Biss eine Maus. Wie sie Interesse zeigt für die Beute, wird ihr diese weggenommen und im vollständig reinen Versuchsterrarium in bestimmter Richtung über den Kiesbelag geschleppt. Dadurch entsteht auf letzterem eine Spur, die am Kästchen, in dem die Beute versteckt wurde, endigt. Es wurden mit 3 Schlangen 5 Versuche durchgeführt. In 4 Versuchen wurde die ganze Handlungskette beendigt (Tabelle 1). Neu sind in den Ergebnissen dieser Versuche intensive ganz charakteristische Suchbewegungen auf der Spur der toten Beute. Ein Versuch kam nicht über diese hinaus; keiner verlief resultatlos (vergl. Fig. 4, 5 und 7).

Wenn die Zahl der Versuche auch noch klein ist, so zeigen sie doch alle ein deutliches Verfolgen der Spur der gebissenen Beute durch das Versuchstier. Ein Vorversuch ergab, dass auch ohne Biss die Spur einer durch Biss einer anderen Viper getöteten Maus, wahrgenommen und schwache Suchbewegungen auftreten, ein Auffinden der Beute kommt aber nicht zu Stande. Als aber gleich

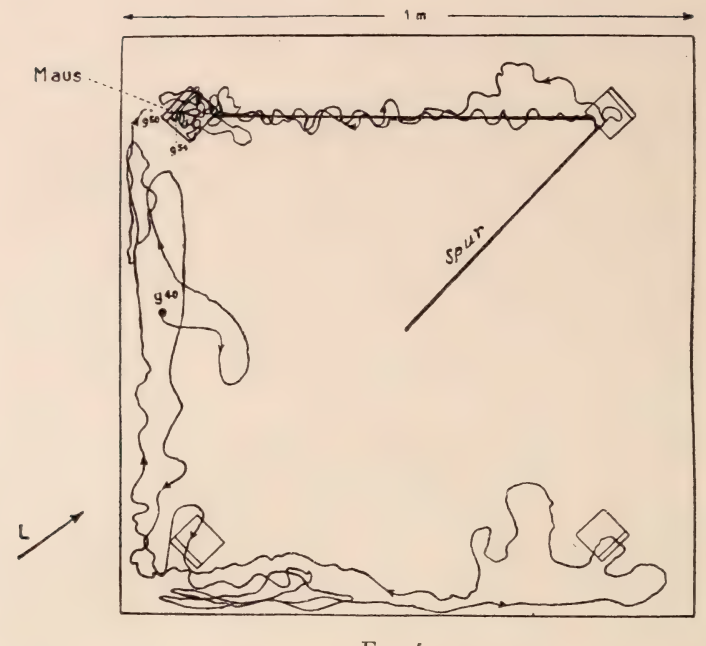


Fig. 4.

No 5. 17.II,1927.

Der Biss löst weite Suchbewegungen aus. Die Spur des toten Beutetiers wird verfolgt. Der Geruch der versteckten Beute bedingt enge Suchbewegungen um und auf Kästchen. Herausholen der Beute nach 14 Minuten.

im Anschluss an diesen Versuch die Versuchsviper eine Maus durch Biss getötet hatte und eine neue gleichverlaufende Spur angelegt worden war, wird die Beute prompt herausgeholt.

In einem Fall wurde die Spur einer lebenden Maus gleichzeitig mit der Spur einer durch Biss getöteten Maus kombiniert. Es wurde von der Viper, die gebissen hatte, nur die Spur der toten Maus verfolgt, und zwar drei Mal hintereinander. Die Spur der lebenden Maus interessierte nicht (Fig. 5).

3. *Versuchsreihe.* — Es wurden mit lebenden Mäusen Spuren auf dem Kiesbelag des Versuchskastens angelegt und dann die Versuchsviper, nachdem sie im Wohnterrarium eine Maus gebissen hatte, eingesetzt.

Ohne Biss erweckt die Spur einer lebenden Maus merkwürdig wenig Interesse. Es führt die Versuchsviper, wenn überhaupt, nur vorübergehend Suchbewegungen auf der Spur aus. Kommt



Fig. 5.

N° 7. 8.III.1927.

Der Biss löst wenig deutliche Suchbewegungen aus. Deutliche Suchbewegungen auf der Spur der durch Biss getöteten Maus. Die Spur der lebenden Maus (v) erregt kein Interesse. Suchbewegungen um und auf Kästchen. Hineinsteigen und Anfassen der Beute.

ein Bissreiz hinzu, so werden die Suchbewegungen auf der Spur wohl deutlicher, es treten auch Suchbewegungen auf dem Beutekästchen auf, ein Hinuntersteigen und Herausholen der Beute kommt aber in den beiden Experimenten nicht zu stande (Tabelle 1, fig. 6.) Die Suchbewegungen auf der Spur der lebenden Maus sind auch andere. Sie erfolgen nicht mit dem Kopf auf der Spur, langsam und vorsichtig, sondern schnell und häufig unterbrochen durch Aufrichten und Hinundherbewegen des Vorderkörpers. Man bekommt den Eindruck, als wollte die Viper, die, durch den Reiz der Spur registrierte, lebende Beute mit dem Gesichtsinn in ihren Bewegungen feststellen. Dass für die Viper ein Unterschied besteht nach Biss zwischen der Spur einer lebenden und der Spur einer durch Biss getöteten Maus, das geht aus den Fig. 6 und 7 deutlich hervor, die von zwei unmittelbar aufeinanderfolgenden Versuchen mit der gleichen Viper stammen.

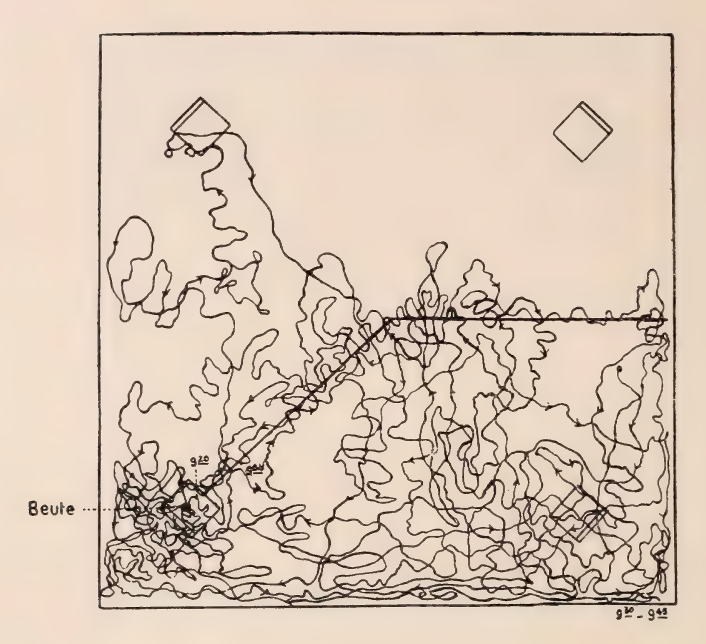


Fig. 6.

N° 5. Versuch a. 1.III.1927.

Der Biss löst weite Suchbewegungen aus. Die Spur eines lebenden gleichen Beutetieres wird verfolgt. Häufiges Aufrichten des Vorderkörpers. Der Geruch der Beute bedingt enge Suchbewegungen um und auf Kästchen. Kein Herausholen.

Was legen nun die Experimente mit Beutespuren für Schlüsse nahe ?

1. Vipern sind im Stande Spuren von toten und lebenden Mäusen wahrzunehmen.
2. Die Verfolgung der Spur muss durch den Geruchsinn erfolgen, da nie oder nur ganz ausnahmsweise das Vorderende des Kopfes oder die Zunge mit der Spur direkt in Berührung kommt.
3. Die Spuren werden nach Biss viel intensiver verfolgt.
4. Es sind die Spuren der durch Biss getöteten Mäuse viel wirksamer als Spuren von lebenden Mäusen. Auf ersteren wird die Beute gefunden und aus dem Versteck herausgeholt.
5. Vipern können die Spur einer durch Biss getöteten Maus von derjenigen einer lebenden Maus unterscheiden.



Fig. 7.

N° 5. Versuch b. 1.III.1927.

Der Biss löst weite Suchbewegungen aus. Die Spur des toten Beutetieres wird drei Mal der ganzen Länge nach verfolgt. Geruch der Beute löst enge Suchbewegungen um und auf Kästchen aus. Herausholen der Beute nach 10 Minuten.

6. Spuren von lebenden Mäusen scheinen die Suchreaktion nach der gebissenen Maus zu stören.

In was die viel stärkere Einwirkung der Spur, der durch Biss getöteten Maus auf die Viper besteht, kann, vorläufig wenigstens, nicht angegeben werden. Möglicherweise tritt nach dem Biss eine Aenderung oder eine Vermehrung des Geruches der Maus ein. Aufgefallen ist mir wenigstens häufig der intensive Geruch, den an Viperbiss sterbende, oder frisch gestorbene Mäuse, auch auf Entfernung von 1 m und mehr, ausströmen. Möglicherweise ist auch die Schweissabsonderung während des Sterbens eine grössere, so dass eine stärkere Spur zu Stande kommt. Die Versuche über diese Fragen und auch über eine Reihe weiterer sind nicht abgeschlossen. Sie mussten vorläufig abgebrochen werden, da die Versuchstiere infolge der eingetretenen Brunst nicht mehr verwendet werden konnten. Die Experimente über die Wirkung der Spur

auf die suchende Viper sollen ergänzt und durch solche mit gebissenen, noch lebenden Mäusen erweitert werden. Eine ganze Anzahl von Beobachtungen musste auch, um den zur Verfügung stehenden Raum nicht zu stark zu überschreiten, unerwähnt bleiben. Sie sollen später in der Hauptarbeit Erwähnung finden.

Was lässt sich aus den Versuchen für die Biologie der Viper schliessen ? Durch eine grosse Zahl von Beobachtungen konnte ich für meine Vipern feststellen, dass nach dem Biss, der meist blitzschnell erfolgt, die Beute nicht oder nur ganz ausnahmsweise festgehalten wird. Die kurzen beweglichen Kiefer der Viper sind dazu nicht geeignet. Dann wehren sich auch die Beutetiere, wenn sie gepackt werden, meist sehr lebhaft. Das gebissene Tier wird also gewöhnlich losgelassen und sucht sein Heil in der Flucht. Das Gift wirkt, wenn der Biss gut sitzt, und wenn die Schlange 2-3 Tage nicht gebissen hat, bei einer Maus in 2-3 Minuten so intensiv, dass sie unter starken Zuckungen und krampfartigen Atembewegungen liegen bleibt und bald eingeht. Diese Zeit genügt aber unter natürlichen Bedingungen, um ein Versteck, ein Loch zu erreichen. Die Spur der gebissenen Maus wird, das kann man bei gewöhnlichen Fütterungsversuchen leicht feststellen, von der Viper, die den Biss angebracht hat, verfolgt. Und durch die Spur wird wahrscheinlich auch in der Natur das tote Beutetier gefunden.

Auch unter natürlichen Bedingungen ist wahrscheinlich der Biss das Primäre, der die ganze Handlungskette, beginnend mit der Auslösung der Suchbewegungen zum normalen Ablauf bringt. Das Suchen und Finden der durch Biss getöteten Beute erfolgt mit grosser Wahrscheinlichkeit, wie in den besprochenen Versuchen, vermittelst des Geruchsinnes. Wie dabei die einzelnen Teile des Geruchsorganes funktionieren ist mir vorläufig noch unbekannt. Ob der Geruchsinn bei Schlangen, die ihre Beute mit dem Biss festhalten, in gleich guter Ausbildung, wie bei der Viper, vorhanden ist, werden diesbezügliche Versuche zeigen.

Vol. 34, nº 10. — Mai 1927.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Berne les 26 et 27 mars 1927.

Die jungtertiäre Säugetierfauna Mitteleuropas und ihre Bedeutung für die Descendenzlehre.

von

Karl HESCHELER

Aus einem Auftrag, für eine Urgeschichte der Schweiz ein Kapitel über die Fauna der prähistorischen Stätten zu schreiben, erwuchs mir der Wunsch, als Einleitung eine kurze Uebersicht der jungtertiären Fauna zu geben. Dieser Wunsch entsprang nicht etwa der Meinung, dass die diluvialen Tiere, die bei uns vertreten sind, ohne Weiteres als direkte Nachkommen der mitteleuropäischen Tertiärformen in Betracht kämen — das schliessen die grossen Wanderungen der Eiszeit schon aus —, sondern der Absicht zu zeigen, welche Organisationshöhe die Tiere — im speziellen die Säugetiere — am Ende des Tertiärs überhaupt erreicht hatten. Die phylogenetische Verknüpfung der Tertiär- und Diluvialmammalia soll beleuchtet werden. In dieser kleinen Mitteilung sind nur auszugsweise einige Grundgedanken anzudeuten. Dabei erbitte ich die Nachsicht derjenigen Kollegen, die sich mit Säugetierpalaeontologie beschäftigen; über eine flüchtige Orientierung hinaus können diese Ausführungen nicht gehen.

Am Ende des Mittelmiocaens — der Oehningerstufe —, zur Zeit der Ablagerung der oberen Süsswassermolasse haben sich fast alle grösseren Gruppen des Tierreiches in den Organisationsverhältnissen an die Gegenwart schon weitgehend angenähert. Insekten, Mollusken, Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel sind fast durchwegs durch heute lebende Gattungen vertreten. Nicht so die Säugetiere, wenigstens die höheren Ordnungen der Plazentalsäuger. Bei ihnen finden im mittleren und oberen Tertiär noch die bedeutsamsten Umwandlungen statt. Die grundlegenden Arbeiten von L. Rütimeyer, die Forschungen seines Schülers, des

heutigen Führers und Pioniers der schweizerischen Säugetierpalaeontologie, H. G. STEHLIN und seiner Mitarbeiter, ferner Untersuchungen von Th. STUDER und anderer, ermöglichen es, ein klares Bild der tertiären Säugetierfauna der Schweiz zu gewinnen. Insbesondere im Anschlusse an die Publikation von STEHLIN (1914: *Säugetiere der schweizerischen Molasseformation*) ist die unten stehende Liste der Gattungen des jüngeren Miocaens der Schweiz zusammengestellt.

LISTE DER SÄUGETIERGATTUNGEN DES JÜNGEREN MIOCAENS DER SCHWEIZ.

(Obere Süsswassermolasse.)

PRIMATES, AFFEN		*Pliopithecus antiquus* (Gibbons, Hylobatiden)
CARNIVORA, RAUBTIERE	Hundeartige:	*Amphicyon*
		Galecynus
	Marderartige:	*Trochictis*
		Mustela
		Potamotherium
		Lutra
	Hyaenenartige:	*Hyaenaelurus*
	Katzenartige:	*Machaerodus*
UNGULATA, HUFTIERE	Perissodactyla, Unpaarhufer:	*Tapirus*
		Rhinoceros
		Anchitherium
		Macrotherium (Ancylopoda)
	Artiodactyla, Paarhufer:	
	Suiden:	*Hyotherium*
		Palaeochoerus
		Listriodon
	Traguliden:	*Dorcatherium*

	Cerviden:	*Dicroceros*
		Palaeomeryx
		Lagomeryx
		Amphimoschus, u. a.
	Cavicornia:	*Antilope*
	Proboscidea, Rüsseltiere:	*Mastodon*
		Dinotherium
Insectivora, Insektenfresser		*Erinaceus*
		Talpa, u. a.
Chiroptera, Fledermäuse		*Nyctinomus*
Rodentia, Nager		*Sciurus*
		Steneofiber
		Cricetodon, u. a.
	Pfeifhasen:	*Prolagus*
		Titanomys
		Lagopsis

Aus dieser Liste heben wir nur die Carnivoren und Ungulaten Betreffendes hervor. Das Bild der Raubtiere ist ein ganz eigenartiges. Neben Gattungen, die später erlöschende Entwicklungszweige repräsentieren, treten solche auf, die als Sammeltypen Charaktere nachher getrennter Genera vereinigen. Man vermisst die für uns typischen Genera *Canis*, *Ursus*, etc. Die Huftiere, die bei der Charakterisierung einer tertiären Fauna immer eine Hauptrolle spielen und deren Geschichte sehr vollständig bekannt ist, sind besonders im Zweige der Wiederkäuer für unsere Betrachtungen interessant, da die heute so blühende Gruppe der *Ruminantia* ihre reichere Entwicklung erst im Miocaen beginnt. Zum Vergleiche wird auf die von dem Schreibenden 1914 (Festschrift der Dozenten der Universität Zürich) publizierte Tabelle verwiesen. Die pferdeartigen Unpaarhufer halten sich auf der Stufe von *Anchitherium*. Die Wiederkäuer, diese heute so formenmannigfaltige Abteilung, sind nur durch die primitiven *Traguliden*, durch *Cerviden* ohne oder mit einfachem Spiess- oder Gabelgeweih repräsentiert; von *Cavi-*

cornia sind einzig Antilopenartige vorhanden, die ein schwaches Bild der heute so vielgestaltigen Abteilung geben. An *Proboscidiern* treten *Mastodon angustidens* und *M. turicensis*, sowie Arten von *Dinotherium* hervor. O. Heer (*Urwelt der Schweiz*) hat für die Molassezeit das subtropisch-oceanische Klima dargetan; O. Abel (*Lebensbilder* etc.) betont, dass die Säugetierwelt der indomalayischen Inselwelt am ehesten den Charakter der miocaenen europäischen Fauna wiederspiegelt.

* * *

Das oberste Miocaen oder Pontien fehlt in der nördlichen Schweiz fast völlig (Ausnahme die Fundstelle Charmoille bei Pruntrut), das oberste Tertiär oder Pliocaen aber vollständig. Das war die Zeit der starken geotektonischen Dislokationen « Das waren die Zeiten der Hebung und Abspülung, nicht der Ablagerung », sagt A. Heim (*Geologie der Schweiz*). Mit den Sedimenten fehlen aber auch die Dokumente für die Tiergeschichte der Schweiz aus den Zeiten des Pontien und Pliocaen.

Um die Lücke, welche im Bilde der schweizerischen Tierwelt zwischen Miocaen und Diluvium klafft, auszufüllen, muss man sich an das halten, was die Nachbarländer darüber auszusagen vermögen. Für die Säugetiergeschichte fällt in die Zeit des obersten Tertiärs gerade ein sehr wichtiges Kapitel; es erfolgte in dieser Epoche die Annäherung an die Verhältnisse der Gegenwart bei den höheren Säugetierordnungen. Wichtig sind besonders die französischen Funde, speziell aus den Tälern der Rhone und Saône, die Publikationen von Ch. Depéret u. a., sodann wiederum Untersuchungen von H. G. Stehlin und seiner Mitarbeiter über die oberpliocaene Fauna von Senèze (Haute-Loire), etc. Es ist für den Fernerstehenden nicht leicht, eine Uebersicht zu gewinnen, da Zusammenfassungen fehlen, die für unsere Zwecke geeignet wären. So glaube ich, dass die unten stehende Liste nicht unnütz sein mag, wenn sie auch nicht Anspruch auf Vollständigkeit machen darf.

Liste der wichtigsten oberpliocaenen Säugetiergattungen Mitteleuropas.

Primates,
Affen — *Macacus*, Meerkatzen, Makaken

CARNIVORA, RAUBTIERE		*Machaerodus*, Säbelzahntiger
		Felis, Katzen im weiteren Sinne (i. w. S.)
		Hyaena, Hyaenen
		Viverra, Zibethkatzen (bis Mittelpliocaen)
		Mustela / *Putorius* } Marder, Iltis, Wiesel
		Lutra, Fischotter
		**Ailurus*, Katzenbären
		Ursus, Bären
		Canis, Hunde (Wolf-, Schakal-, Fuchsartige)
UNGULATA, HUFTIERE	Perissodactyla, Unpaarhufer:	**Tapirus*, Tapire
		Rhinoceros, Nashörner (*R. etruscus*)
		**Hipparion*, dreizehige Pferdeartige
		Equus, Pferde i. w. S. (*E. stenonis*)
	Artiodactyla, Paarhufer:	*Sus*, Schweine
		Hippopotamus, Flusspferde
		Cervus, Hirsche i. w. S.
		Capreolus, Rehe
		Antilopen i. w. S., diverse Gattungen, auch Vorläufer der Ziegen, Schafe
		**Leptobos*, primitive Rinder
	Proboscidea, Rüsseltiere:	**Mastodon* (*M. arvernensis*)
		Elephas (*E. meridionalis*, Südelephant)
RODENTIA, NAGER		*Sciurus*, Eichhörnchen

	Castor, Biber
	**Cricetodon* (später *Cricetus*, Hamster)
	Mus, Mäuse, Ratten
	Arvicolidae, diverse Gattungen, Wühlmäuse
	Hystrix, Stachelschweine
	Lepus, Hasen
	Prolagus } Pfeifhasen
	Ochotona i.w.S. } Pfeifhasen
INSECTIVORA, INSEKTENFRESSER	*Erinaceus*, Igel
	Talpa, Maulwürfe
	Sorex } Spitzmäuse
	Crocidura } Spitzmäuse

* bedeutet, dass die Gattung mit Schluss des Pliocaens aus Europa verschwunden ist.

Es muss versagt bleiben, auf die Klimaveränderungen einzugehen, die sich während des Pliocaens einstellten und die schliesslich die Ausgestaltung einer Wald- und Weidefauna der gemässigten Zone begünstigten, wie auch die successiven Veränderungen der Tiervertretung von Ober-Miocaen bis Mittel-Pliocaen übergangen werden müssen. In stammesgeschichtlicher Beziehung vollzog sich auch für die höheren Säugetiere die Umgestaltung im Sinne einer Annäherung an die heutigen Vertreter bis auf die Gattungen. Wir beschränken uns, auf einige Huftiergruppen hinzuweisen. Statt *Anchitherium* ist jetzt *Hipparion* der typische Vertreter der noch dreizehigen Pferdeartigen, bei uns zuerst im Pontien auftretend, weit verbreitet in Unter- und Mittelpliocaen; mit Oberpliocaen erscheint die praktisch einzehige Gattung *Equus*. Die grosse Abteilung der Wiederkäuer verliert in Europa ihre ursprünglichen Repräsentanten, die Traguliden, mit Beginn des Pliocaens; ebenso verschwinden die für das Miocaen charakteristischen Muntjakhirsche oder *Cervulinae*. Die Geweihentwicklung führt nun zur Ausbildung prächtiger Gestalten mit reich verzweigtem Stangen- oder Schaufelgeweih, das die bizarrste Verästelung im Ober-Pliocaen erreichen kann. Von den *Cavicornia* waren zunächst nur

antilopenartige Gestalten aufgetreten. In diesen wurzeln auch die Schafe, Ziegen und Rinder, die aber selbst am Ende des Pliocaens noch wenig differenziert erscheinen. In dieser Richtung haben gerade die Forschungen über Senèze wichtige neue Aufschlüsse gebracht (H. G. STEHLIN und S. SCHAUB). Im Oberpliocaen tritt auch in Europa eine erste Art auf, die zu den ächten Rindern eingereiht werden kann: *Leptobos etruscus* Falc. Die Proboscidier zeigen reich belegte Entwicklungsreihen in der Gattung *Mastodon* (so z. B. *M. angustidens*, *M. longirostris*, *M. arvernensis*). Das Oberpliocaen bringt den ersten Vertreter von *Elephas (E. meridionalis)* nach Europa.

Mit Schluss des Tertiärs sind auch für die Säugetiere die direkten Beziehungen zu der heutigen Vertretung hergestellt, die Gattungen sind fast alle die jetzt lebenden, nur die Arten sind verschieden. Wenn von den mit Pliocaen aussterbenden Genera der höheren Säugetiere in Europa abgesehen wird, ist *Machaerodus* die einzige Gestalt, die als eigenartiger, heute nicht mehr existierender Entwicklungszweig ins Diluvium hinübergeht. Immerhin zeigen unter den Wiederkäuern die *Cavicornia* noch nicht die letzte Entwicklungsstufe, ganz in Uebereinstimmung mit der Tatsache, dass sie am spätesten sich zu differenzieren begonnen hatten.

Die Kenntnis dieser oberpliocaenen Fauna eröffnet das Verständnis für die Organisationshöhe der Tierwelt des älteren Diluviums und speziell ihrer Vertretung in den Interglazialzeiten, deren Fauna man gewöhnlich als « warme » der zum grossen Teil aus arktischen Arten bestehenden glazialen gegenüberstellt.

Hier aber sei eine andere Seite dieser Feststellungen betont. Unabhängig von solchen systematischen und palaeo-zoogeographischen Ergebnissen hat die vergleichend-anatomische Methode in der Palaeontologie Entwicklungsreihen für die Säugetiere aufstellen können, wie sie in den letzten Dezennien in immer reicherer Zahl und in andauernd sich mehrender Vollständigkeit jetzt zu den wichtigsten Dokumenten dieser Sorte gehören. Abgesehen von der Pferdereihe, deren Bedeutung sich stetig vertieft hat, stellen jetzt die Proboscidier, die Artiodactylen mit den Suiden und den verschiedensten *Ruminantia* Beispiele ähnlicher Vollständigkeit. Immer ist die zeitliche Folge der Etappen einer solchen vergleichend-anatomischen oder Stufen-Reihe die zu erwartende. Das gilt nun zunächst innerhalb des Rahmens der Tiergeschichte der ganzen

Erde. Wenn man nun innerhalb eines bestimmten Areals, wie Mitteleuropa oder die Schweiz, für einen beschränkten Zeitausschnitt diese Folge der Etappen untersucht, d. h. die Richtigkeit der Entwicklungsreihen prüft, so ist das die Probe an einem bestimmten Exempel. Es hat auf mich einen tiefen und nachhaltigen Eindruck gemacht, zu sehen, dass diese Probe in allen Punkten sich bewährt hat. Nur ein sozusagen banaler Hinweis mag dies beleuchten: dreizehige Pferde von der Organisationshöhe des *Anchitherium* finden sich im Miocaen, die Stufe *Hipparion* ist charakteristisch für Pontien und Pliocaen, mit Abnahme gegen Ende Pliocaen, *Equus* erscheint im Ober-Pliocaen. Anderseits ergibt sich die Sicherheit der Voraussage, was in einem bestimmten geologischen Abschnitt an Vertretern und ihrer Organisationshöhe zu erwarten ist. Auch sozusagen eine triviale Wahrheit, sonst würde es keine Leitfossilien geben. Diese Sicherheit der Voraussage gibt aber einen Masstab für den Wert und die Objektivität einer Theorie. Dabei berührt es das Principielle nicht, wenn tatsächlich eine Art am Ort ihrer Entstehung früher erscheint als da, wo sie zugewandert ist, ebensowenig wie der Umstand einen Eintrag tut, dass eine Art sich in einem bestimmten Areal länger halten kann als anderswo.

Diese Ausführungen erscheinen nicht ganz überflüssig, weil heute noch von manchen Seiten der Wert der palaeontologischen Dokumente für die Descendenztheorie sehr gering eingeschätzt wird.

Vol. 34, nº 11. — Mai 1927.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société Zoologique suisse, tenue a Berne les 26 et 27 mars 1927.

La variation des Papillons au Parc national suisse et ses rapports avec le Mendélisme.

par le

Dr Arnold PICTET

Avec 1 carte.

Plusieurs auteurs[1] ont signalé qu'un certain nombre d'espèces de Lépidoptères sont représentées dans les Grisons et dans le Tyrol italien (Haut-Adige) par des races bien spécialisées et différenciées.

Les Grisons sont séparés du Tyrol italien par deux vallées se réunissant bout à bout à leur sommet, c'est-à-dire au Col de l'Ofen, à 2150 m. L'une d'elles part du Col de l'Ofen et rejoint la vallée de l'Inn à Zernez (1500 m.) et l'autre, partant également de ce même col, descend sur le Tyrol italien qu'elle atteint à Münster (1300 m.), aux confins du massif de l'Ortler (voir la carte). Ces deux vallées constituent ainsi une voie de communication entre la Suisse sud-orientale et le Tyrol italien (méridional) à travers le Parc national et comme le col de l'Ofen est le passage le moins élevé de la région, c'est par cette voie que pourront seulement passer les espèces capables de voler à l'altitude de 2150 m. Pour les autres, aucune communication directe n'est ainsi possible entre le Tyrol italien et les Grisons.

Perpendiculairement à cette voie de communication, se trouvent un certain nombre de vallées latérales, fermées en cul-de-sac par des arètes rocheuses et des parois de rochers hautes de 2700-3000 m. qui les isolent complètement les unes des autres; en outre leur accès, depuis la vallée longitudinale, est rendu difficile par la présence de forêts de Pins, qui constituent un obstacle pour la plupart des Papillons de prairies.

[1] Vorbrodt, Fruhstorfer, Killias, Hellweger, Kitschelt.

Nous avons étudié cette région du Parc national de 1920 à 1926 et avons remarqué que, en ce qui concerne les espèces représentées par des races tyroliennes et suisses, la variation était très abondante le long de la voie de communication et pour ainsi dire nulle dans les vallées latérales [1]. Les recherches qui suivent vont expliquer l'origine de cette différence.

Zone de contact entre races suisses et races du Tyrol méridional.

Nous avons observé que certaines races tyroliennes, ou dont il existe des stations déterminées dans le Tyrol méridional, ont une tendance à émigrer peu à peu vers la Suisse au travers du Parc national; d'autre part, les races suisses de ces mêmes espèces ont une tendance à s'orienter vers le Tyrol par le même chemin. Il y a donc rencontre de ces races le long des vallées de l'Ofen et de Münster, principalement entre Ovaspin et Ofenpass, en sorte que cette région constitue la zone de rencontre, ou *zone de contact.*

Le contact se fait de deux façons: 1. Ou bien les individus des deux races se mélangent sur toute la surface de la zone de contact (*Coenonympha satyrion* Esp., Grisons—race *darwiniana* Stdg., station-type dans vallée de Münster; *Argynnis amathusia* Esp.—race *nigrofasciata* Fav., station dans vallée de Münster; *Erebia gorge* Esp.—race *triopes* Spr., cette dernière, particulière à la région de l'Ortler). 2. Ou bien les individus des deux races se localisent le long de la zone de contact en *stations génécologiques*, discontinues, séparées les unes des autres par quelques kilomètres, mais restant quand même en communication. (*Erebia pronoe* Esp.[2] et *Nemeophila plantaginis* L. [3], dont nous avons parlé par ailleurs, et *Erebia nerine*, qui va faire l'objet principal de cette étude et dont les stations sont indiquées à la carte ci-jointe).

Erebia nerine Frr. est uniquement représentée en Suisse et dans

[1] Arnold Pictet. *Les stations génécologiques de Papillons au Parc national suisse.* Actes Soc. helv. sc. nat., Fribourg, II, p. 225-26, 1926.

[2] —— *Distribution géographique et origine d'Erebia pronoê Esp. au Parc national suisse et dans la région limitrophe.* Bul. Soc. Ent. suisse, XIII, p. 479-489, 1926.

[3] —— *Localisation, dans une région du Parc national suisse, d'une race constante de Papillons exclusivement composée d'hybrides.* Rev. suisse Zool., vol. 33, p. 399-403, 1926.

les Grisons par le type [1]. La limite d'extension méridionale du type en Suisse est constituée par le versant nord-ouest de la vallée de l'Inn. Dès 1920, nous avons repéré plusieurs îlots d'*E. nerine* type le long de la vallée de l'Ofen, jusqu'à Ovaspin, sur le versant du côté de Zernez.

L'espèce est représentée au Tyrol italien uniquement par sa race *reichlini* H. S.[2], dont l'extrême limite d'extension septentrionale se trouve formée par la frontière suisse (Umbrail, Stelvio, Münster), c'est-à-dire le massif de l'Ortler et les Dolomites tyroliennes. Depuis 1924, nous avons repéré un certain nombre d'îlots de *reichlini* tout le long de la vallée de Münster jusque dans le voisinage du Col de l'Ofen.

En revanche, au Parc national, c'est-à-dire dans la zone intermédiaire entre les îlots suisses et tyroliens, nous avons trouvé plusieurs *îlôts mixtes*, comprenant à la fois les individus du type et de la race, et s'échelonnant tout le long de la voie de communication jusqu'au col de l'Ofen.

Nous assistons ainsi à une migration de *reichlini* dans la direction de la Suisse et de *nerine* dans la direction du Tyrol, et à la rencontre de ces deux races sur le territoire intermédiaire, le Parc national, qui constitue ainsi la *zone de contact*; le col de l'Ofen, qui forme le point extrême de la rencontre, comporte la plus forte station mixte.

Nous assistons également à une rencontre au Parc national des *Coenonympha satyrion*, *Argynnis amathusia*, *Erebia gorge* et *Nemeophila plantaginis* et de leurs races respectives.

Variation dimorphe des Papillons sur la zone de contact.

Pour les espèces représentées par deux races, la variation dans la zone de contact offre une constance remarquable; elle n'est en effet représentée que par les deux races elles-mêmes que l'on retrouve chaque année avec leurs caractères respectifs constants; en outre il n'existe pas de formes intermédiaires ou s'il en existe elles sont à peine différentes. L'observation des individus de ces races établit, en outre, les points suivants:

[1] A côté du type vole la forme *italica* Frey, qui n'a aucune valeur génétique.

[2] A côté des individus de cette race volent bien aussi les formes *stelviana* Curo et *morula* Spr., mais ces formes ne sont que des aberrations à peine perceptibles de *reichlini*.

1. Les deux races ont toujours été trouvées côte à côte.

2. Chaque année il a été constaté des accouplements *inter se* d'individus de chaque race et des croisements d'individus d'une race avec ceux de l'autre.

3. La dominance numérique d'une race sur l'autre a été constatée chaque année. Nous avons cherché à établir la valeur de cette dominance pour 4 espèces plus particulièrement localisées que d'autres, en récoltant et dénombrant chaque année les individus que nous rencontrions. Pour *Coenonympha satyrion/darwiniana* et *Argynnis amathusia/nigrofasciata*, nous avons limité le dénombrement à une région restreinte et fermée près de l'Ofenpass, ce qui explique le petit nombre d'individus récoltés. Les individus de *Erebia nerine/reichlini* ont été dénombrés sur l'ensemble des stations mixtes et ceux d'*Erebia gorge/triopes* sur une région plus étendue de la zone de contact. Notons en passant que l'époque de vol d'*Erebia nerine* est très courte, quelques jours en août.

Voici les chiffres qu'ont donnés ces dénombrements pendant la période de 1920 à 1926:

	Individus	Proportion
Erebia nerine Frr.	290	7
» *reichlini* H. S.	41	1
Coenonympha satyrion Esp.	132	7
» *darwiniana* Stdg. . .	18	1
Argynnis amathusia Esp.	64	7
» *nigrofasciata* Fav.	9	1
Erebia gorge Esp.	34	1
» *triopes* Spr.	236	7

La dominance numérique se trouve donc de 7 : 1. Dans les trois premiers cas, c'est le type « suisse » qui est dominant et dans le quatrième, c'est la race tyrolienne.

Nous retiendrons de ce qui précède:

Les trois sortes de faits observés (constance des caractères, accouplements et croisements, dominance numérique constante d'une race sur l'autre) laissent supposer comme possible que la rencontre des individus des deux races sur la zone de contact donne lieu à une *hybridation de ces races*; et comme il ne se rencontre

aucune forme intermédiaire, on pense pouvoir en conclure qu'il s'agirait d'une hybridation monohybride.

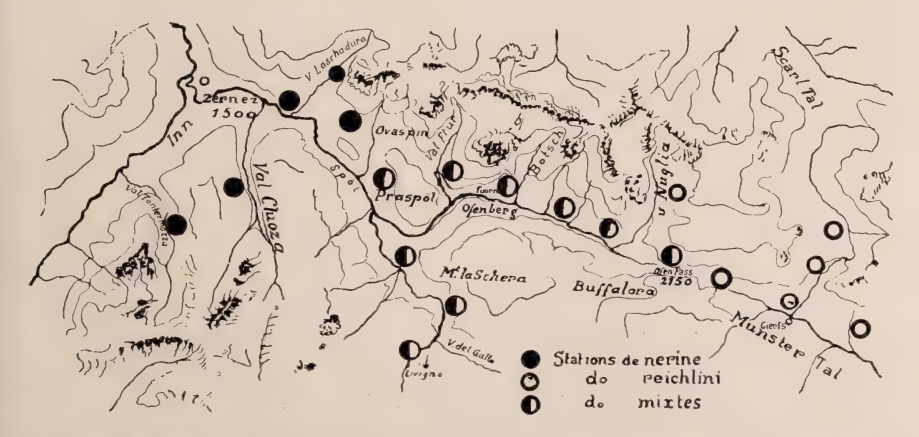
Cependant la preuve essentielle qui, en dehors des expériences de croisements, impossibles avec les espèces en question qui ne se reproduisent pas en captivité, serait nécessaire pour établir cette notion d'une hybridation monohybride, c'est-à-dire la proportion de 3 : 1 entre les deux races, n'est pas réalisée dans nos dénombrements; la proportion réalisée est en effet fort anormale, elle est de 7 : 1.

Il convient donc de rechercher si un ensemble de faits particuliers au cas d'une zone de contact seraient capables de fausser la proportion normale de 3 : 1 pour la porter à 7: 1.

Essai d'interprétation de la proportion de 7: 1.

Nous prendrons pour base de cette étude les chiffres et données fournis par nos recherches avec *Erebia nerine/reichlini*.

Rappelons quelques points concernant la topographie des stations de cette espèce au Parc national. Le long de la vallée de Münster, il n'existe que des stations de la race tyrolienne *reichlini*, avec absence complète du type. La dernière station tyrolienne se trouve à un kilomètre environ de l'Ofenpass, à Plaun del Aua. Sur le versant suisse, au bas de la vallée de l'Ofen, entre Zernez et



Zone de contact pour 7 espèces, dont les races suisses et tyroliennes se rencontrent au Parc national.

Ovaspin, il n'y a que des stations de *nerine* type, avec absence complète de la race tyrolienne. Entre Ovaspin et Ofenpass, il existe un certain nombre de *stations mixtes*, qui sont celles dont nous avons dénombré les Papillons. La région mixte est donc limitée à l'ouest par une station barrière de *nerine* type et à l'est par une station barrière de *reichlini* tyroliens.

Nous devons maintenant rappeler que les recherches des généticiens, ainsi que les calculs établissant la proportion numérique globale d'une population monohybride pendant un ensemble de générations, ont montré que la proportion normale de 3 : 1 s'établit d'une façon constante à partir de la troisième génération.

Or nous voyons que *sur la zone de contact entre deux races d'une même espèce, telle qu'elle est constituée par le Parc national, la proportion globale entre les individus des deux races est de* 7 : 1, calculée pendant une période de 7 années pour 4 espèces.

Cette proportion anormale peut être le résultat:

1. D'un apport plus fort sur la zone de contact d'individus de la dernière station de *nerine* que d'individus de la dernière station de *reichlini*. Cela n'est guère possible, car le nombre des individus ne semble pas supérieur d'un côté que de l'autre.

2. De facteurs atmosphériques, par exemple la dominance de vents portant de l'ouest à l'est. Nous n'avons jamais observé que les courants soient plus fréquents d'un côté que de l'autre.

3. D'une mortalité plus forte des individus tyroliens. Aucune observation ne nous autorise à formuler cette hypothèse.

4. D'une dissémination latérale, en dehors de la zone de contact, plus forte d'un côté que de l'autre. La zone de contact constitue un couloir et une dissémination latérale ne se fait que dans la vallée du Spöl, qui ne comporte que des stations mixtes.

D'ailleurs, ces conditions, à supposer qu'elles fussent réalisées, seraient insuffisantes pour amener le nombre des *nerine* à être 7 fois supérieur à celui des *reichlini*; elles n'agiraient également pas pour augmenter *en même temps* dans la même proportion les trois autres espèces, dont les Papillons volent à des époques différentes.

Nous sommes donc autorisés à proposer l'explication suivante:

Les stations mixtes se composent à la fois d'une population autochtone et d'une population d'immigrés annuels. La population autochtone comporte régulièrement la proportion normale monohybride, soit: 3 *nerine pour* 1 *reichlini. Les immigrés arrivent en nombre égal*

chaque année et, se croisant sur la zone de contact, concourent à la production d'une génération hétérozygote supplémentaire (nerine P × *reichlini* P) *qui, en admettant que le nombre total de ses individus soit sensiblement égal à celui de la population autochtone, donne une proportion de 4 nerine pour 0 reichlini.* Ainsi, la somme des individus autochtones (3 : 1) et de ceux de la génération immigrée (4 : 0) constitue la proportion réalisée de 7 : 1. Cet apport supplémentaire égal de 1 *nerine* pour 1 *reichlini* se justifie parfaitement par la topographie de la région; en outre cet apport est annuel par le fait que l'espèce n'a qu'une génération par année. La même explication s'adapte aux proportions numériques des trois autres espèces.

Nous ne voyons pas quelle autre interprétation pourrait être donnée de la réalisation constante de cette proportion de 7 : 1 sur la zone de contact.

La notion d'une hybridation monohybride *nerine* × *reichlini* (de même que des 3 autres espèces et de leurs races) sur la zone de contact prend ainsi une certaine consistance. Dans ces conditions, il est possible d'admettre que la rencontre d'éléments suisses et tyroliens au Parc national puisse concourir à la formation, sur la zone de contact, d'un monohybride, pouvant reconstituer dans sa descendance les deux types parentaux, en sorte que, pour les espèces représentées par deux races, *la variation serait composée de deux formes phénotypiques, soit de trois génotypes.*

Variation polymorphe des Papillons sur la zone de contact.

Il existe certainement des races suisses et tyroliennes qui diffèrent les unes des autres par deux ou plusieurs couples de caractères; d'après ce que nous venons de voir, il semble vraisemblable que leur rencontre concourt à la formation, dans la zone de contact, de polyhybrides ayant une descendance comportant la création de génotypes nouveaux. L'observation de certaines espèces polymorphes dans une localité déterminée et limitée, comme c'est le cas de la zone de contact du Parc national, semble laisser supposer que les différentes formes de ces espèces seraient les phénotypes d'une ségrégation polyhybride, car ces formes *sont constantes et se retrouvent chaque année* à côté du type.

Tel est le cas d'*Erebia euryale* Esp. et de *Melitaea athalia* Rott, qui sont représentées chacune par huit formes constantes, qui ont été retrouvées chaque année; tel est aussi le cas d'*Erebia tyndarus* Esp., *Argynnis niobe* L., *Argynnis aglaja* L., *Melitaea parthenie* Bkh. et *Melitaea phoebe* Kn., qui sont représentées chacune par quatre formes constantes, également retrouvées chaque année, et l'idée que ces formes seraient, dans le premier cas les huit phénotypes d'un croisement trihybride et dans le second les quatre phénotypes d'un dihybride, n'aurait rien d'invraisemblable si l'on pouvait constater que ces formes sont représentées les unes par rapport aux autres dans les proportions mendéliennes requises. Mais les proportions voulues sont difficiles à réaliser dans les cas de polyhybridisme, par le fait que le matériel récolté ne comporte pas toujours un nombre suffisant de sujets.

Nous avons cependant trouvé au Parc national deux espèces représentées chacune par quatre races; le dénombrement des individus de ces quatre races a révélé une proportion globale qui confirme complètement ce que nous venons de voir au chapitre précédent sur la proportion des individus composant la population d'une zone de contact. Ce sont:

1. *Erebia epiphron* Kn. — Le type de cette *Erebia* ne se trouve pas dans la région, mais habite les Balkans; il est représenté au Parc national par ses 4 races: *valesiana* M. D. et *nelamus* Bsd., qui sont surtout les races des Grisons, *cassiope* F. qui est la race la plus générale, et *mnemon* Hw., particulière au Tyrol; les caractères qui différencient ces 4 races *sont constants d'une année à l'autre.*

2. *Argynnis pales* Schiff. — La forme générale de cette espèce dans la région est *arsilache* Esp., qui est accompagnée de 3 autres races: *napaea* Hb. et *pales* Schiff., que l'on trouve dans les Grisons et *mediofasciata* Schuls, dont une station existe dans la vallée de Münster. Comme pour la précédente espèce, les caractères distinctifs de ces formes *sont constants d'une année à l'autre.*

Toutes ces formes ont été repérées chaque année au Parc national et dénombrées avec soin.

On remarquera, en comparant les chiffres suivants, que ces formes sont représentées les unes par rapport aux autres dans la proportion de

$$25 : 3 : 3 : 1,$$

c'est-à-dire, en admettant le même principe qu'au chapitre précédent, la proportion globale d'une population dihybride (9:3:3:1) à laquelle s'ajoute une génération hétérozygote supplémentaire d'immigrés annuels (16:0:0:0). Voici en effet les proportions numériques réalisées:

	Population globale de la zone de contact soit, nombre d'individus récoltés de 1920-1926	Génération hétérozygote supplémentaire d'immigrés calculée à raison de 16 fois le nombre des récessifs	Population normale dihybride	Calculé
Erebia epiphron Kn.				
cassiope F.	172 (25)	112	60	63 (9)
valesiana M. D. . . .	21 (3)	—	21	21 (3)
nelamus Bsd.	23 (3)	—	23	21 (3)
mnemon Hw.	7 (1)	—	7	7 (1)
Argynnis pales Schiff				
arsilache Esp.	227 (25)	144	83	81 (9)
napaea Hb.	28 (3)	—	28	27 (3)
pales Schiff.	25 (3)	—	25	27 (3)
mediofasciata Schuls .	9 (1)	—	9	9 (1)

Il convient de remarquer encore que les caractères qui différencient respectivement les quatre races de chacune des deux espèces sont constants et que leur constance a pu être contrôlée chaque année. En outre les individus de ces races ont toujours été trouvés ensemble et des accouplements *inter se*, ainsi que des croisements d'individus de races différentes, ont été remarqués chaque année. La notion d'une hybridation dihybride, malgré l'absence de recherches expérimentales impossibles avec les espèces en question, prend donc une certaine consistance, surtout en considération des proportions réalisées. Dans ces conditions, il est possible d'admettre que la rencontre d'éléments suisses et tyroliens au Parc national puisse vraisemblablement concourir à la formation d'un dihybride, pouvant créer, dans sa descendance, à côté de la reconstitution des deux types parentaux, deux phénotypes nouveaux, en sorte que, *sur la zone de contact, la variation serait composée de 4 phénotypes avec 16 génotypes.*

EXCESSIVE PRÉDOMINANCE D'HÉTÉROZYGOTES SUR LA ZONE DE CONTACT.

Nous avons vu que les proportions numériques, pour *Erebia nerine/reichlini* peuvent se décomposer de la façon suivante:

	NN (nerine suisse)	Nn (nerine heter.)	nn (tyrolien recess.)
Population normale monohybride	1	2	1
Génération supplémentaire: F 1 provenant de parents immigrés	0	4	0
Ensemble	1	6	1

Et comme les NN et Nn sont phénotypiquement absolument semblables, cela fait la proportion de 7 *nerine* pour 1 *reichlini*, qui *constitue la population globale de la zone de contact.* Pour les trois autres espèces, les proportions peuvent se décomposer également en 7 dominants pour 1 récessif.

Pour les espèces dihybrides, *Erebia epiphron* et *Argynnis pales*, les chiffres montrent que le dihétérozygote est 25 fois plus nombreux que le direcessif et un peu plus de 8 fois plus nombreux que chacun des deux autres phénotypes.

Nous voyons ainsi *que la faune de contact*, en admettant la notion d'une hybridation entre individus suisses et tyroliens au Parc national, ce qui est vraisemblable, *serait presque complètement une faune d'hétérozygotes.*

Tandis que, en dehors de la zone de contact (Grisons et Tyrol méridional), *la faune serait une faune d'homozygotes*, dominants sur l'un des versants et récessifs sur l'autre. Cette notion est particulièrement apparente en ce qui concerne *Erebia nerine/reichlini*, par le fait qu'en Suisse, on ne rencontre que le type, qui semble répondre alors à la formule NN, et qu'au Tyrol n'existe que *reichlini*, qui serait aussi un nn. La faune du Parc national serait alors composée de 1 NN : 6 Nn : 1 nn.

Stabilisation de la variation sur la zone de contact.

La variation, principalement celle de certaines espèces, est particulièrement localisée sur la zone de contact; c'est notamment le cas des *Erebia nerine* et *gorge*[1]. Cette constatation nous amène à poser deux questions: 1° Pourquoi l'hybride, une fois constitué par la rencontre des deux races, n'émigre-t-il pas en Suisse pour y déposer son génotype tyrolien et en Tyrol pour y déposer son génotype suisse ? 2° Pourquoi les homozygotes tyroliens, après avoir atteint la zone de contact, ne continuent-ils pas du côté suisse pour y créer l'hybride et les homozygotes suisses ne descendent-ils pas en Tyrol avec le même résultat ?

Par analogie avec nos recherches sur les hybrides de *Nemeophila plantaginis* au Parc national[2] nous pensons pouvoir résoudre la première question par le fait que l'hybride *nerine*×*reichlini* ne rencontre pas, en dehors de la zone de contact, les conditions voulues de viabilité. La seconde question se résoud simplement de la façon suivante:

La population autochtone est stabilisée sur la zone de contact; cela est démontré par le fait que jamais un *nerine* n'a été trouvé du côté tyrolien et que jamais un *reichlini* n'a été repéré du côté suisse. Pour ce qui est des immigrés, la topographie de la région les oblige à passer par la zone de contact; une fois qu'ils y sont arrivés, ils y sont arrêtés par la simple raison qu'ils s'y accouplent, pondent sur le lieu de l'accouplement et *meurent sur place.* On sait en effet que la plupart des Papillons, et notamment tous les Rhopalocères, pondent et meurent sur le lieu de l'accouplement.

C'est donc le contact lui-même entre les deux races qui constitue l'obstacle à l'émigration d'un pays dans l'autre et qui stabilise la variation dans la région même où elle s'est produite.

Constance des races dans les vallées en cul-de-sac.

Nous avons déjà signalé que dans ces vallées la variation est pour ainsi dire nulle et que la plupart des espèces y sont représentées

[1] Il va bien sans dire que cette stabilisation ne concerne que les espèces dont il est fait mention ici.

[2] *Loc. cit.*, p. 194.

par des races constantes. Il est facile de se rendre compte de l'origine de la constance des formes dans ces vallées. Ces dernières sont en effet isolées les unes des autres et les individus qui s'y trouvent, ne pouvant avoir, par le fait de leur isolement, de communication avec des éléments d'autre provenance, sont forcés de se croiser entre eux, en sorte que leur descendance est toujours semblable.

Nous signalerons par exemple que dans les vallées latérales proches de la vallée de l'Inn, nous avons repéré des stations composées uniquement d'*Erebia nerine* type, tandis que dans les vallées latérales proches du versant tyrolien seule la race *reichlini* était représentée. La même observation a été faite pour d'autres espèces.

En conséquence, la faune des vallées fermées *est en majorité une faune d'homozygotes.*

Cas exceptionnels.

Il s'en trouve quelques-uns, mais il faut savoir les interpréter. Il existe, il faut le reconnaître, un certain nombre d'espèces qui ne donnent lieu à aucune variation dans la zone de contact: ce sont celles qui sont représentées en Suisse et en Tyrol par des individus de même constitution génotypique. Leur rencontre, au Parc national, donne donc lieu à une descendance constante. Signalons, comme appartenant à cette catégorie, *Oeneis aello*, les *Pieris rapae* et *brassicae*, les Vanesses, etc.

Et il faut reconnaître également que, dans les vallées fermées, un petit nombre d'espèces donnent lieu à une certaine variabilité. C'est notamment le cas de *Nemeophila plantaginis* et d'*Erebia gorge/triopes*, dont les hybrides peuvent franchir les barrières fermant ces vallées, et venir ainsi y déposer leurs génotypes. Mais ces cas ne sont pas nombreux.

Excessive rareté des somations

On a énormément exagéré le rôle de l'action des facteurs du milieu sur le soma comme agent de la variation des Papillons à l'état naturel; nos observations au Parc national et ailleurs montrent que des somations ne sont créées qu'excessivement rarement. Les magnifiques somations, bien connues, formées dans les laboratoires sous l'influence de la température, principalement chez les Vanesses, se rencontrent à l'état naturel dans une proportion tellement infime

qu'elle est tout à fait négligeable. Nous avons fait cette observation non seulement au Parc national, mais dans d'autres régions de la Suisse que nous avons étudiées depuis plus de trente ans.

Sur près de 1200 observations concernant *Argynnis pales* dans l'ensemble du Parc national, nous n'avons rencontré que 3 exemplaires de la belle somation *thales* Sch., produite par le froid; nous n'avons jamais vu une des fameuses somations expérimentales des Vanesses, sauf, sur un millier d'observations concernant *Vanessa urticae*, un seul exemplaire de la somation *atrebatensis*. On peut donc approximativement évaluer à 1-3 ‰ la production des somations à l'état naturel, c'est-à-dire une quantité absolument négligeable.

Cependant, dans certaines localités arides, on rencontre *des stations de somations* créées par la mauvaise alimentation des chenilles; dans ce cas, le dessin même du Papillon n'est pas modifié, mais seulement sa taille, qui est réduite et sa pigmentation qui est plus pâle. Ces stations de somations disparaissent dès que les conditions du climat et de la végétation y redeviennent normales.

Transport de génotypes par les hybrides.

Nous avons vu par ailleurs[1] que les hybrides Aa de *Nemeophila plantaginis*, qui portent en eux les facteurs d'hérédité de leurs génotypes AA et aa, sont les agents qui transportent ces génotypes dans certaines régions inaccessibles pour eux, où ils peuvent alors faire souche. *Erebia gorge/triopes* nous fournit maintenant un exemple vraisemblable d'un transport analogue.

La variation de cette espèce, dans les vallées latérales en cul de sac est localisée de la façon suivante: Dans les plus hautes régions de ces vallées, on ne trouve que des *triopes* (Gg.); à une altitude moyenne, les deux races *gorge* et *triopes* volent ensemble, tandis que plus bas, seule *gorge* (gg.) représente l'espèce. Or nous avons remarqué que *triopes* est capable de voler à une altitude de 3000 m., et qu'il peut par conséquent franchir les arêtes et les sommets qui séparent ces vallées; nous avons d'ailleurs constaté ce passage à maintes reprises.

Dès lors, comparativement avec ce qui se passe chez *Nemeophila plantaginis*, il semble vraisemblable que ce soit l'hétérozygote

[1] *Loc. cit.*, p. 194.

triopes qui franchit les barrières séparant les vallées latérales et que c'est lui qui sert de véhicule aux génotypes dont il porte en lui les facteurs d'hérédité. Une ponte de *triopes* déposée dans les hautes régions donnerait naissance aux trois sortes de chenilles GG, Gg, gg, mais ces dernières, qui se développent normalement à une altitude inférieure, ne seraient pas viables. A une altitude moyenne, les trois sortes de chenilles arriveraient à bien, et à une altitude inférieure, seules les chenilles gg trouveraient leurs conditions de viabilité.

Résumé.

La région centrale du Parc national (vallée de l'Ofen entre Ovaspin et Ofenpass) constitue une zone de contact où se font la rencontre et le croisement des races suisses et tyroliennes de 7 espèces étudiées jusqu'à maintenant. Sur cette zone la variation des Papillons est nombreuse. Par contre, dans les vallées latérales fermées en cul de sac qui partent de la zone de contact, la variation est pour ainsi dire nulle.

Parmi les espèces étudiées, les unes sont dimorphes et les autres tétramorphes. La zone de contact comporte une population autochtone de ces espèces, à laquelle viennent s'ajouter annuellement des immigrés de Suisse par la vallée de l'Ofen, et du Tyrol méridional par la vallée de Münster. Dans le cas des espèces dimorphes la proportion globale des individus de la population est de 7 : 1; pour les espèces tétramorphes, elle est de 25 : 3 : 3 : 1. Nous donnons pages 198 et 201 l'interprétation vraisemblable de ces proportions anormales.

La faune des 7 espèces considérées, sur la zone de contact, est en forte majorité composée d'hétérozygotes; elle est uniquement composée d'homozygotes sur les zones d'approche avoisinantes, dominants sur l'un des versants du Parc national et récessifs sur l'autre.

La variation des 7 espèces considérées est stabilisée sur la zone de contact, pour les raisons données page 203.

Il est constaté que les hétérozygotes de *Nemeophila plantaginis* Aa et de *Erebia triopes* Gg sont les agents de dissémination de leurs génotypes dont ils portent en eux les facteurs d'hérédité.

Vol. 34, nº 12 — Mai 1927.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Berne les 26 et 27 mars 1927.

Der Maul- und Klauenseuche-Erreger.

von

Dr. H. STAUFFACHER

Mit 8 Textfiguren.

Wenn wir auf die Suche nach einem Krankheitserreger gehen, werden wir uns zweifellos fragen, wo er etwa am sichersten zu treffen sei. Im vorliegenden Falle steckt er sicher — und zwar konzentriert — in den Produkten der Krankheit, den Aphthen an Zunge, Flotzmaul, Klauen, Wanstnähten. Hier setzten denn auch die Bakteriologen folgerichtig ein. Es gelang ihnen jedoch nicht, etwas zu züchten, was als Erreger der Maul- und Klauenseuche ernstlich hätte in Betracht fallen können. Als dann noch festgestellt wurde, dass das Virus filtrierbar ist, nahm man an, es sei ultravisibel, d. h. so klein, dass es von unseren Mikroskopen nicht mehr gesehen werden könne.

Dieser Schluss ist jedoch nicht bindend. Denn für den Durchgang eines Körperchens — also auch eines Microorganismus — durch die Filterporen ist nicht in erster Linie die Grösse bestimmend, sondern der Aggregatzustand; auch beim Sehen im mikroskopischen Gesichtsfeld entscheidet nicht in erster Linie die Grösse des Objektes, sondern seine optische Differenzierung und es lässt sich unschwer nachweisen, dass bei der Aufstellung des Begriffes « ultravisibel » keiner dieser Vorbehalte berücksichtigt wurde. Daher ist der Begriff « ultravisibel » für Lebewesen abzulehnen; er hat, ohne zu positiven Leistungen führen zu können, die Forschung nur gehemmt.

Der erste, der die Blasenlymphe bei Maul- und Klauenseuche im Dunkelfeld und in gefärbten Ausstrichpräparaten untersuchte, war v. Betegh (1911); er differenzierte seine mit Giemsa gefärbten dünnen Ausstriche mit Tanninlösung.

Die Färbung der Microorganismen erinnert oft auffallend an die Färbung der Textilfasern: sie verlangt nicht selten die Anwendung einer Beize. Die Universalbeize für basische Farbstoffe ist Tannin. So fixiert der Chemiker die basischen Azofarbstoffe auf tannierter Baumwolle, die sauren Azofarbstoffe dagegen im sauren Bad auf Wollen- und Seidenfasern. Dann gibt es auch gewisse Farbstoffe, die einen dem Tannin verwandten Charakter zeigen; man nennt sie Beizenfarbstoffe (im engern Sinn).

Als Beizenfarbstoff verwendete ich Säure-Fuchsin (0,2 %ig), das wohl als sog. echte Beize funktioniert, d. h. die Farbenempfindlichkeit der zu tingierenden Objekte direct erhöht. Gefärbt wurde mit Giemsa, besonders aber mit Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau [1]. Ich bediente mich desshalb des mit Fuchsin gemischten Methylenblaus, um gewisse rot gefärbte Partien meiner Präparate nicht durch den agressiven basischen Farbstoff auslöschen zu lassen.

Die basophilen (cyanophilen) Teile des Erregers, also diejenigen, die Methylenblau speichern, färben sich schwärzlich-violett, etwa so, wie das Alizarin auf Eisenbeize ein schwärzliches Violett erzeugt. Frisches Fuchsin-Methylenblau besitzt diese färberische Kraft nicht; es erlangt sie jedoch nach längerer Belichtung.

Den Inhalt der Aphthen fixierte ich auf dem Objektträger mit Alkohol (75 %), färbte mit dem Beizenfarbstoff vor (2 Stunden) und brachte alsdann die Objekte für einige Stunden in Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau. Nach Einschluss in Kanadabalsam sieht man im Mikroskop (bei c. 1000-facher Vergrösserung) eine Unzahl von grösseren und kleineren Körperchen, die vornehmlich rund zu

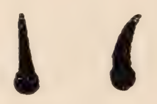


Fig 1.

sein scheinen. Bei genauer Betrachtung bemerkt man allerdings auch birnförmige, ovoide und längliche Gebilde und die kugeligen unter ihnen tragen sehr häufig Fortsätze: Spitzchen oder kurze Schwänzchen, deren Länge aber gelegentlich jetzt schon den mehrfachen Durchmesser des Kügelchens betragen kann (Fig. 1). In

[1] Nicht zu verwechseln mit Säurefuchsin-Methylenblau.

diesem Fall konstatiert man auch bereits einen färberischen Unterschied: das rundliche Köpfchen (der Kern) ist basophil (also blau gefärbt), der Schwanzanhang, der gerade oder gebogen ist, dagegen oxyphil (also rot gefärbt). Auch 2 oder 3 oft verschieden grosse Kügelchen sieht man nicht selten — durch eine hellere Zwischensubstanz verbunden — an einander hängen (Fig. 2).

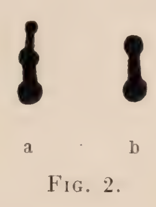


Fig. 2.

v. Betegh sah im gefärbten Blaseninhalt kleine, rundliche oder ovoide Körperchen. Häufig konnte er auch Gebilde beobachten, die einen kleinen Fortsatz oder eine Geissel trugen. Auch diplokokkenähnliche Formen nahm er wahr, die er als Teilungsformen ansprach. Die Grösse der Körperchen variierte von 0,5–1 μ.

Die v. Betegh'schen Körperchen sind ohne Zweifel identisch mit den von mir beschriebenen. Geisseln kommen jedoch keine vor; v. Betegh hielt offenbar die dünnsten Schwänzchen für Geisseln.

Aber die Spezifität dieser Gebilde für Maul- und Klauenseuche zu beweisen ist v. Betegh nicht möglich. Er ist offenbar in der Wahl des Nährbodens verlegen und nur eine Analogie könnte ihm die gewünschte Perspektive verschaffen. Diese Analogie, als heuristisches Prinzip, als Arbeitshypothese fehlt. v. Betegh ist aber derjenige gewesen, der zuerst den Erreger in seinem latenten Zustand gesehen hat.

Der Angriff auf die Aphthen misslang. Er musste misslingen, nachdem sich aus ihrem Inhalt nichts Entscheidendes züchten liess; denn das Mikroskop verrät die wahre Natur des Blaseninhaltes nicht.

Ich suchte daher auf einem Umweg zum Ziele zu kommen, indem ich mich entschloss, dem Erreger auf seinem Weg durch den Säuger, wenn möglich, zu folgen. Irgendwo muss sich der Parasit doch entwickeln und dabei seine spezifische Seite zeigen.

Zweifellos gelangt der Erreger bei uns fast in allen Fällen *per os*

in das Wirtstier. Wohl wandert er beim Wiederkäuer (der uns hier besonders interessiert) mit dem Wasser und Futter zuerst in den Wanst hinunter. Aber es schien mir, als ob sich dem Eindringling während des Wiederkauens im Maul (des Rindes, etc.) ganz andere Chancen böten, den Wirtskörper zu erobern, wie bei seinem Aufenthalt in den festen Nahrungsmassen des Wanstes. Bei längerem Verweilen im warmen Speichel könnte er den latenten Zustand vielleicht verlassen und durch die vielen Röhrchen, mit denen die Backendrüsen in das Maul münden, in diese selbst gelangen. Hier, in den Backendrüsen [1] (des Unterkiefers) suchte ich daher zuerst. Das färberische Verhalten dieser Organe fiel beim infizierten Tier sofort auf. Neben Partien, die sich färberisch vollkommen normal verhielten, fand ich auch solche, deren Kerne nach den gewöhnlichen Methoden nicht mehr darstellbar waren; höchstens Schatten deuteten noch die Stellen an, wo die Nuclei ursprünglich lagen. Auch die Zellgrenzen waren gründlich ausgelöscht. Färbte ich nun aber nach dem oben beschriebenen Verfahren, so kam Leben in die öde Fläche: Körperchen erschienen, die in Form, Grösse und Färbung den Gebilden des Blaseninhaltes entsprachen. Häufiger waren hier aber ovoide und gestreckte, stäbchenförmige Körperchen: die Kügelchen streckten sich, weil sie so das Gewebe besser durchdringen können. Auch Sichelformen sind vorhanden, ferner Gebilde von Birn- und Kommaform und geschwänzte Körperchen, deren Schwanzanhang deutlich gegen das Köpfchen abgegrenzt ist (deutlicher, wie bei der Kommaform) (Fig. 3).

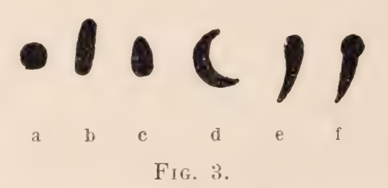


Fig. 3.

Neu und sehr charakteristisch sind eingerollte, aber nach offene Formen, deren einander genäherte Enden kugelig verdickt sind (Fig. 4). Offenbar entstehen sie aus den diplokokkenartigen Gebilden der Fig. 2 durch Krümmung derselben. Diese ringförmigen Körperchen waren mir aus verschiedenen Gründen sehr wertvoll:

[1] Fixiert in 75 % Alkohol; die Schnitte 6-8 μ dick.

1. Sie können nicht nur in ihrer Affinität zu Farbstoffen, sondern auch in ihrer Gestalt niemals mit Drüsengranula verwechselt werden.

2. Genau dieselben Körperchen fand ich unmittelbar nachher mitten in roten Blutkörperchen sitzen [1] (wo die Ringe auch etwa geschlossen sein können) (vergl. Tropica-Ringe).



Fig. 4.

3. Vollkommen gleich in der Form sind sie bereits bei *Leishmania* bekannt [2]. Wir haben es daher bei ihnen nicht nur mit körperfremden Gebilden, sondern auch mit Lebewesen zu tun. Wir dürfen daraus folgern, dass die verwandten Formen sowohl wie die Urform (das ungeschwänzte Kügelchen) tatsächlich ebenfalls lebende Wesen sind.

Die Anordnung der oben beschriebenen Fremdkörperchen in und an den Kernen des Backendrüsengewebes deutet darauf hin, dass sie sich in den Zellkernen entwickeln, wo sie vermutlich in erster Linie mit dem « Chromatin » (Nucleïn) aufräumen (« Kernfresser »). Das würde das färberische Verhalten des infizierten Gewebes erklären.

In den Lymph-Spalten des Gewebes aber wurden die Schwanzanhänge länger. Damit wurde ich auf meiner Suche ins Blut verwiesen. Hier wimmelt es zu Zeiten von den geschwänzten Kügelchen, deren Schwänze (nach hinten nadelspitz zulaufend, gerade oder gebogen) beinahe den Durchmesser der roten Blutkörperchen erreichen können. Battaglia fand ähnliche Gebilde im Blute bei *Trypanosomiasis*; auch der *Malaria*-Parasit nimmt nach ihm gelegentlich in sehr grosser Zahl diese Form an. Battaglia nannte sie die spermoide Form. Oft geht bei diesen spermoiden Geschöpfen das runde Köpfchen unmerklich in den Schwanz über; sie werden

[1] Alle Belege sind der Schweiz. Zoologischen Gesellschaft in Original-Photogrammen vorgewiesen worden. Es war mir sehr daran gelegen, weil man mir die mit äusserster Sorgfalt hergestellten Micro-Photographien von verschiedenen Seiten zu diskreditieren trachtete.

[2] Bemerkenswert dürfte sein, dass auch die klinischen Symptome bei *Leishmania* und Maul- und Klauenseuche auffallend übereinstimmen.

dann kommaförmig (wie in Fig. 3 *e*), dann nimmt auch der Schwanz Methylenblau auf, wird also ebenfalls cyanophil.

Zuerst tummeln sich diese geschwänzten Wesen in der Blutflüssigkeit, um nachher in die roten Blutkörperchen [1] einzudringen (Fig. 5). Sehr häufig legen sich die kommaförmigen Geschöpfe



Fig. 5.
Blutkörperchen.

vorher flach an den Erythrocyten an und bleiben vielleicht zuweilen definitiv in dieser Lage; auch ein Anhängen des Schmarotzers mit dem Köpfchen an das Blutkörperchen kann vorkommen. Die dem Erythrocyten aussen eng anliegenden Parasiten können auch sichelförmig sein (wie in Fig. 3 *d*)[2]. Sehr häufig sieht man noch bei den eingedrungenen spermoiden Wesen längere Zeit das Köpfchen basophil und das Schwänzchen oxyphil reagieren, während die komma- und sichelförmigen Geschöpfe ihre Schwanzanhänge immer blau färben, vermutlich desshalb, weil bei ihnen Kopf und Schwanz nicht scharf geschieden und die Kernsubstanz desshalb auch nicht auf das Köpfchen beschränkt ist.

In den roten Blutkörperchen findet nun ebenfalls Vermehrung des Schmarotzers statt. Der Schwanz bleibt erhalten und verhält sich schliesslich überall (auch bei den spermoiden Formen) basophil [3]. Er nimmt allmählig auch in seiner ganzen Länge die Breite an, die er am Köpfchen besitzt; der Schmarotzer zieht sich dann als schmales Band oft quer über den ganzen Erythrocyten, von einem Rande desselben zum andern. Das Stadium ist sehr charakteristisch und erinnert auffallend an ein Entwicklungsstadium von *Malaria* (Quartana). Unterdessen sind noch 2 oder 3 neue Kerne

[1] Auffallend ist die verschiedene Grösse der Erythrocyten.

[2] Sie errinern dann an die „Sichelkeime" des *Malaria*-Parasiten.

[3] Es geht also schliesslich überall Kernmaterial auf den Schwanz über, wo es sich zu neuen Kernen sammelt.

entstanden (wie bei Fig. 2 *b*), so dass das Band 3 oder 4 solcher basophiler Kügelchen enthält. Sie sind schwärzlich-blau gefärbt, während das Band hellblau tingiert ist (Fig. 6).

Jetzt beginnt die Längsspaltung dieses Bandes (Fig. 7) und seiner Derivate, und damit eine weitere Vermehrung der Kerne, die nach und nach ihre Verbindungen lösen und frei werden. Im Maximum zählte ich 16 solcher Kerne im Erythrocyten; es ist



Fig. 6.

Blutkörperchen.



Fig. 7.

Erste Spaltung des 3-kernigen Bandes.

das « Sporen »-Stadium des Schmarotzers. Die Körperchen sind rund (mit und ohne Spitzchen oder Schwänzchen), birnförmig, ovoid oder gestreckt und entsprechen auch in Grösse und Färbungsvermögen vollständig den in der Aphthenlymphe und den Backendrüsen konstatierten Gebilden. Durch Ausschlüpfen und durch Zerfall der Erythrocyten gelangen diese Jungformen des Schmarotzers wieder in die Blutflüssigkeit zurück, wo sie neuerdings Blutkörperchen befallen (Fieberkurve). Schliesslich sieht man den Parasiten die Blutgefässe durchbrechen, um sich in der Hauptsache in den Aphthen zu sammeln. Die letzteren sind alle hämatogenen Ursprungs.

Die Kongruenz gewisser Formen unseres Schmarotzers mit Stadien der *Leishmania* eröffnete mir endlich die Perspektive zur Züchtung; und tatsächlich ergab Nicolle's Nährboden für *Leishmania* (Kaninchenblutagar mit etwas Kochsalz) ein Resultat, das alle Erwartungen weit übertraf: aus dem Aphtheninhalt entwickelten sich die spermoiden Geschöpfe, wie wir sie im Blute antrafen, in ungeheuren Mengen [1]; mit Hilfe ihrer kräftigen Schwänze be-

[1] In günstigen Fällen stellt sich das Gewimmel schon innerhalb 24 Stunden ein.

wegten sie sich blitzschnell in der Kulturflüssigkeit [1] (Pfeiffer und Grugel ist die Züchtung des Erregers wohl zuerst gelungen).

In der Kulturflüssigkeit entstehen aber noch grosse Formen und zwar zweierlei: kürzere, dicke und lange dünne (Fig. 8). Es sind die männlichen und weiblichen Gameten die auf eine geschlechtliche Entwicklung in irgend einem « Zwischenträger » (Fliege ?) hin-



Fig. 8.

weisen. Die kürzere, dickere Form (d. i. der weibliche Gamet) habe ich auch aus strömendem Blut züchten können. Die Form A (Fig. 8), weiblicher Gamet, ist bis 32 μ, die Form B, männlicher Gamet, bis 120 μ lang.

Zweimal wurden Kühe mit Reinkulturen geimpft. Der erste Versuch musste am 3. Tage nach erfolgter Impfung abgebrochen (Mobilisation am 1. August 1914; der Bezirkstierarzt und ich

[1] Bis jetzt habe ich diesen Kulturversuch 50-mal durchgeführt. Auch die filtrierte Aphthenlymphe (Berkefeld-Filter) wurde 6 Mal gezüchtet.

mussten dem Aufgebot Folge leisten). Der zweite Versuch gelang: 4 Tage nach der Impfung erkrankte das Tier an Maulseuche. Der Inhalt der entstandenen Aphthen wurde wiederum in NICOLLE'scher Nährlösung in Kultur genommen und ergab hier dieselben spermoiden Wesen, die zur Infektion verwendet worden waren. An der Erregernatur der beschriebenen Geschöpfe für Aphthenseuche ist daher — bei objektiver Einstellung — nicht mehr zu zweifeln und ich halte, nachdem ich nun zum dritten Mal meine Untersuchungen von 1913 verifizieren konnte, an den früheren Ergebnissen meiner Forschung über Maul- und Klauenseuche unbedingt fest. Die Behauptung, die ausgestreut wurde, meine Ergebnisse über Aphthenseuche seien nachgeprüft und unrichtig befunden worden, ist eine Unwahrheit.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Der Erreger der Maul- und Klauenseuche ist nicht ultravisibel.
2. Er ist kein Bakterium, sondern gehört zu den Protozoen.
3. Er ist sowohl Gewebs- wie Blutparasit.
4. Er lässt sich in NICOLLE'scher Nährlösung züchten.
5. Hier entwickeln sich aus der Aphthenlymphe: *a*) kleine spermoide Geschöpfe; *b*) grosse Formen (Gameten).
6. Im Säuger findet nur ungeschlechtliche Vermehrung des Schmarotzers statt.
7. Der « Zwischenträger » (definit. Wirt) ist noch unbekannt und bei uns jedenfalls nicht vorhanden.
8. Aus diesem Grunde ist die Maul- und Klauenseuche in der Schweiz nicht endemisch geworden.

BIBLIOGRAPHIE

Zu diesem Résumé vergleiche man noch folgende Publikationen:

1. BATTAGLIA, M. *Einige Untersuchungen über das Trypanos. nagana.* Centralbl. f. Bakt., 1. Abt. Orig., Bd. 53, 1910.
2. v. BETEGH. *Beiträge zur Aetiologie der Maul- und Klauenseuche.* Centralbl. f. Bakt., 1. Abt. Orig., Bd. 60, 1911.
3. PFEIFFER, L. *Kurze Mitteilung über die im Landesgesundheitsamte zu Rostock ausgeführten Untersuchungen über die Maul- und Klauenseuche.* Berl. Tierärztl. Wochenschr., Jahrg. 29, 1913.

4. Cosco und Aguzzi. *Die Virulenz des Blutes blasenseuchekranker Tiere.* Clinica vet., Nr. 6, 1916.

5. Hoffmann, L. *Die Bekämpfung und Ausrottung der Maul- und Klauenseuche.* Hannover, Schaper, 1921.

6. Stauffacher, Hch. *Der Erreger der Maul- und Klauenseuche.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 115, 1915.

— *Zur Kenntnis des Erregers der Maul- und Klauenseuche.* Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 118, 1921.

— *Neue Beobachtungen über den Erreger der Maul- und Klauenseuche. Die Entwicklung der spermoiden Form in den roten Blutkörperchen.* Zürich, Polygraph. Institut, 1918.

— *Ueber einige alte Probleme der modernen Biologie.* Frauenfeld, 1921.

Vol. 34, nº 13. — Mai 1927.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Berne les 26 et 27 mars 1927.

L'évolution de l'organe de Bidder et la sexualité chez le Crapaud.

par

K. PONSE

L'existence de cet ovaire rudimentaire que représente, dans les deux sexes, l'organe de Bidder des Crapauds, soulève, entre autres problèmes, celui de sa signification exacte aux points de vue histologique, embryologique et génétique.

Parmi les diverses hypothèses formulées à ce sujet, je ne citerai que pour mémoire les interprétations phylétiques de King et de Harms qui ne devraient entrer en ligne de compte qu'en dernier ressort, si aucun fait expérimental ne pouvait nous mettre sur la voie d'un mécanisme actuel.

Reprenant une idée déjà ancienne, Witschi (1925) croit trouver dans l'organe de Bidder le témoin de l'hermaphroditisme protogyne fondamental des Crapauds mâles. Le seul fait que cet organe existe également chez les femelles et que, dans les cas d'hermaphroditisme réel, il y a toujours un organe de Bidder en plus du testicule et de l'ovaire, montre que la présence et le maintien de cet organe correspondent à un autre problème.

L'étude du développement de la bandelette génitale du Crapaud m'a permis d'établir que celle-ci présente trois poussées successives, dissociées dans le temps et l'espace [1]. Une première poussée, la plus antérieure, donne une gonade larvaire, composée d'ovocytes atypiques, résultant de la transformation directe des cellules germinales primordiales en ovocytes. La deuxième poussée, de situation moyenne, aboutit, et cela dans les deux sexes, à la formation d'une zone ovarienne, présentant cette fois tous les caractères d'une

[1] Ces recherches seront publiées en détail ultérieurement.

ovogenèse typique. Ces deux premières évolutions aboutissent à la production de l'organe de Bidder définitif. Ce n'est que plus tard que la partie caudale de la bandelette génitale évolue enfin soit en testicule, soit en ovaire, c'est-à-dire en gonade fonctionnelle. Il n'y a, en tous cas, aucune trace, chez les femelles, d'une portion testiculaire caudale abortive comme WALTHER (1926) avait cru pouvoir l'admettre de façon à laisser supposer que les deux sexes étaient hermaphrodites. L'organe de Bidder se présente donc comme une *progonade* de type femelle, résultant des deux premières poussées évolutives de la bandelette génitale — et c'est dans ce sens que j'ai employé pour désigner cet organe le mot de progonade, — mais qui se trouve inhibée dans son développement pour des raisons que l'expérience a permis d'établir.

Les recherches publiées par HARMS (1923, 1924, 1926) et par moi-même (1924-1927 [1]) ont montré que chez le mâle, après castration, l'organe de Bidder, n'étant plus arrêté dans son évolution par l'action inhibitrice du testicule, se transforme en un véritable ovaire, d'architecture atypique sans doute, mais dont les ovocytes acquièrent toutes les caractéristiques des éléments femelles et peuvent même être pondus. Ce résultat montre que l'interprétation de SWINGLE, qui voulait voir dans l'organe de Bidder un *protestis* dont les éléments seraient frappés de « dégénérescence oviforme » est désormais insoutenable. Le fait que les ovules ont pu être pondus est dû à ce que, corrélativement, les canaux de Müller rudimentaires du mâle se sont développés en oviductes typiques et fonctionnels. Cette constatation permet de réfuter l'objection de HOEPKE, qui se refusait à voir dans l'organe de Bidder un ovaire potentiel, sous le prétexte qu'il ne serait pas capable de produire des hormones à action morphogène spécifiquement femelle. Ces Crapauds féminisés fonctionnent dès lors comme femelles et pondent des œufs qui se développent en donnant des organismes normalement constitués. En 1925-26 et 1927, j'ai obtenu 4 pontes de 2 ♂ féminisés. Sur un total de 616 têtards, 410 ont pu se métamorphoser et être conservés pendant plusieurs mois et même plus d'un an. Ces petits Crapauds ont été étudiés au point de vue de leur sexe et les résultats de ce travail seront publiés ultérieurement.

[1] Les faits ont été annoncés dans les Comptes rendus de la Société de Biologie en 1925, 1926 et 1927, et seront exposés en détail dans un prochain mémoire.

Ces faits mettent donc définitivement hors de doute que l'organe de Bidder des mâles est bien un véritable ovaire, capable, en l'absence de l'action inhibitrice du testicule, de devenir fonctionnel, d'induire le développement des canaux de Müller et de produire des ovules susceptibles de se développer normalement.

J'ai pu observer la même transformation de l'organe de Bidder des Crapauds ♀ après ablation des ovaires, et j'ai même obtenu cette année, 50 têtards provenant de la ponte d'une de ces femelles à organes de Bidder transformés en ovaires fonctionnels. Il y a donc bien chez les femelles, à l'état normal, n'en déplaise à EGGERT, coexistence d'un ovaire potentiel rudimentaire et d'un ovaire fonctionnel.

Si la signification histologique et embryologique de l'organe de Bidder, ainsi que ses propres potentialités évolutives sont désormais clairement établies, il est plus difficile d'interpréter génétiquement les causes du phénotype sexuel que prend au cours du développement et que conserve, pendant toute la vie, cette progonade. Sans doute, dans le cas des femelles, auxquelles par analogie avec ce que WITSCHI a établi pour *Rana* (par croisements entre différentes races) on a été conduit à assigner une formule homozygote ff (ou MMFF), il n'est pas étonnant que les trois poussées soient du type ovarien. Dans le cas des mâles, par contre, auxquels les études génétiques assignent la formule hétérozygote Mf (ou MMFf) on peut penser, reprenant une explication similaire à celle que GOLDSCHMIDT a donnée pour le cas des *Lymantria*, que, pendant les premières phases de la vie, les facteurs de féminité sont prépondérants, ce qui entraîne le type femelle des premières poussées biddériennes, tandis que plus tard, lorsque le testicule se forme, ce sont les facteurs de masculinité qui l'emportent. Mais il ne faut pas perdre de vue que, chez le mâle adulte, l'organe de Bidder est le siège d'une constante rénovation compensant la dégénérescence qui tend à le détruire, et cette régénération continue à se faire suivant le type femelle. De même, nous avons vu, qu'après ablation des testicules, l'organe de Bidder devient un véritable ovaire. Je n'ai, d'autre part, jamais observé de spermatogenèse à partir d'éléments provenant de cet organe. On serait ainsi amené à penser qu'il s'est produit un nouveau fléchissement des facteurs de masculinisation et que ce sont les facteurs antagonistes de féminisation qui l'emportent désormais chez les mâles adultes. Mais alors, si

cette explication était exacte, on devrait s'attendre à ce qu'un testicule, mis dans l'obligation (par greffe, ablation partielle ou en raison de son cycle annuel) de se développer, le fit en acquerrant le type ovarien conditionné par les nouveaux rapports de dominance des facteurs sexuels, ceux-ci agissant d'ailleurs vraisemblablement par l'intermédiaire du métabolisme. Or, on observe bien dans ces cas, une ovogenèse transitoire, comme E. Guyénot et moi-même l'avons signalé dès 1923, mais la spermatogenèse finit toujours par se rétablir à nouveau. On est donc conduit à cette constatation paradoxale, que dans un soma soumis à une même influence globale des facteurs de sexualité et présentant partout les mêmes conditions hormoniques et métaboliques, deux portions contiguës de la bandelette génitale, organe de Bidder et testicule, continuent à se comporter différemment.

L'hypothèse d'une ségrégation somatique des facteurs de sexualité entre ces deux segments de la gonade primitive est peu vraisemblable et d'ailleurs en contradiction avec les résultats de l'analyse du sexe des Crapauds provenant des ovules biddériens, comme je le montrerai ailleurs.

Il semble donc, comme l'a suggéré E. Guyénot, que l'organe de Bidder et le testicule représentent deux territoires organiques ayant des sensibilités différentes, des capacités de réaction propres aux conditions métaboliques réglées par les facteurs de sexualité. La spécificité de réaction de ces deux territoires serait peut-être liée à la constitution cytoplasmique des lignées cellulaires dont ils proviennent.

(Station de Zoologie expérimentale,
Université de Genève.)

Vol. 34, nº 14. — Juin 1927.

Beitrag zur Kenntnis der Schweizerischen Spinnenfauna.

III. Teil [1].

Spinnen von Saas-Fee

von

E. SCHENKEL

Mit 21 Textfiguren.

Der bekannte Kurort Saas-Fee, der während der Sommerferien 1926 mein Standquartier war, liegt dem Centrum der grössten Massenerhebung der Walliseralpen so nahe, dass er in dieser Hinsicht nur von Zermatt übertroffen wird; ausserdem bietet er mit ca. 1700–1800 m Meereshöhe einen bequemen Ausgangspunkt für die Durchforschung höherer alpiner Lagen. Ortschaft und zugehöriges Kulturland bedecken die kurze, aber relativ breite Talsohle eines Seitenzweiges der tiefen Erosionsrinne der Saaser-Visp. Das Gebiet hat viel einheitlicheren Charakter als dasjenige meines früheren Excursionscentrums Fiesch; vom Walliser Haupttal, und noch mehr von der Kette der Berneralpen, ist es um viele Kilometer entfernt. Von vornherein war anzunehmen, und das Ergebnis bestätigte die Vermutung, dass die Fauna weniger reichhaltig sein werde. Immerhin ist beim Vergleich der Artenverzeichnisse zu berücksichtigen, dass in Fiesch während dreier Sommerferien gesammelt wurde. Es ist anzunehmen, dass mir in Saas-Fee ein namhaftes Quantum der tatsächlich vorkommenden Arten entgangen sein dürfte; die Zahl von 126 beiden Lokalitäten gemeinsam angehörenden Species ist also als Minimum aufzufassen. 37 Formen

[1] I. Teil in: Rev. suisse Zool., Vol. 32, p. 253. 1925. — II. Teil, *Ibid.*, Vol. 33, p. 301. 1926.

von Saas-Fee, 128 von Fiesch wurden am andern Ort nicht erbeutet. Der Vergleich wird interessanter, wenn die Arten auf drei den Höhenlagen entsprechende Gruppen verteilt werden, auf alpine Formen, d. h. solche der Alpen- und Schneeregion (I), subalpine Waldgürtelbewohner (II) und solche der Kulturzone (III). Es ist zu beachten, dass diese drei Tiergesellschaften in den jeweiligen Grenzlagen sich weitgehend durchdringen, wofür gerade Saas-Fee, eine Kulturlandenklave im Waldgürtel, einen trefflichen Beweis liefert; ja es finden sich hier, wo Gletscher, Lawinenzüge und Blockströme das Tal erreichen, hochalpine Formen in der Nähe der Ortschaft, so *Titanoeca nivalis*, *Zelotes clivicola*, *Gnaphosa badia*, *Diplocephalus eborodunensis*, *Micryphantes gulosus*, *Thanatus alpinus*, *Sitticus longipes.*

Von den 126 Saas-Fee und Fiesch gemeinsam angehörenden Arten sind 30 zu Gruppe I zu stellen, 33 zu II und 63 zu III; von 37 nur in Saas-Fee beobachteten gehören 6 zu I, 23 zu II und 9 zu III; von 125 nur in Fiesch erbeuteten 5 zu I, 10 zu II und 110 zu III. Ein Blick auf diese Zusammenstellung zeigt, dass vorzugsweise Arten der tiefern Lagen in Saas-Fee fehlen, darunter selbstverständlich auch südliche Formen wie *Eresus niger*, *Drassodes dalmatensis*, *Epeira circe*, *Thomisus albus*, *Xysticus ninnii*, *Roncus lubricus.*

Coelotes pickardi von Saas-Fee und *C. rudolfi* vom Binnental scheinen nicht zusammen vorzukommen; vielleicht ist die Simploneinsattelung die Verbreitungsgrenze; beide Arten haben anscheinend, analog wie *C. mediocris* von der Ortlergruppe, eine sehr eng begrenzte Heimat, ganz im Gegensatz zu *C. terrestris*, dessen Wohnraum sich vom Berneroberland nordwärts über ganz Mitteleuropa erstreckt. Aehnlich wie *Coelotes terrestris* verhält sich *Leptorhoptrum huthwaithi*; diese Species, die im nördlichen Europa bis zum Meeresufer herabsteigt, ist in den Berneralpen nicht selten; auch an der südlichen Abdachung (Eggishorn) kommt sie vor; aus den penninischen Alpen kenne ich nur 1 ♀ aus dem Binnental; bei Saas-Fee und Zermatt scheint sie zu fehlen; vielleicht schliesst das kontinentale Klima des Monterosagebietes beide Arten aus.

Ausser den neuen sind noch einige andere Arten von Saas-Fee erwähnenswert, weil sie in der Schweiz nur aus den Walliseralpen gemeldet wurden und dem übrigen Gebiet zu fehlen scheinen; es sind dies: *Drassodes vinosus*, *Panamomops tauricornis*, *Walckenaera*

stylifrons, *Diplocentria rivalis*, *Microcentria pusilla*, *Syedra gracilis*, *Lycosa schenkeli.* Die bei Fiesch nicht seltene *Tarentula inquilina* wird bei Saas-Fee durch *Tarentula fabrilis* vertreten, so in der Rundhöckerlandschaft östlich vom Dorf. Durch 2 Sterne (**) gekennzeichnet wurden die für die Schweiz neuen Arten: *Enoplognatha jacksoni* n. sp., *Metopobactrus prominulus* (Cambr.), *Metopobactrus nodicornis* n. sp., *Walckenaera stylifrons* (Cambr.), *Syedra gracilis* (Menge), *Lephthyphantes cornutus* n. sp., *Zora nigrimana* n. sp., ferner 3 Arten, von denen nur ♀♀ erbeutet wurden und deren Zugehörigkeit zu bekannten Genera fraglich ist; sie wurden provisorisch als neu beschrieben. Von dem meines Wissens noch unbekannten Männchen des *Philodromus corticinus* (C. L. K.) wurde der Palp, von den Weibchen des *Coelotes pickardi* (Cambr.) und der *Tarentula renidens* (Sim.) wurden die Epigynen abgebildet.

Um das Artenverzeichnis abzukürzen, wurden die Fundorte durch die Chiffren der nachfolgenden Liste bezeichnet. Schliesslich sei hier den Herren Dr. A. R. Jackson in Chester und Professor Dahl in Berlin für gütige Auskunft verbindlichst gedankt. Meine Knaben, Hans und Rudolf, haben beim Sammeln fleissig und erfolgreich mitgeholfen.

Liste des Fundorte.

Aa: Bodmen, Zerbrüggen und Zenlauenen, 1600-1700 m.
Ab: Weg von Saas-Fee nach Almagel, 1700-1800 m.
Ac: Aufstieg von Ab nach Furggjen, 1800-2200 m.
Ad: Weg zur Britanniahütte von Plattje bis Heidenfriedhof, 2578-2800 m.
Ae: Aufstieg von Ad zum Mittaghorn (3148 m).
Af: Talgrund von Almagel bis Mattmark, 1700-2000 m.
Ag: Thäliboden-Monte Moro, 2500-2862 m.
Ah: Almageler Alp, 2200-2600 m.
Fa: Dorf Saas-Fee, c. 1800 m.
Fb: Rundhöckerlandschaft östlich vom Dorf, vom Fee-Kin durchsägt, 1700-1800 m.
Fc: Weide und Schuttkegel beim Hohbalenbach, 1800-1900 m.
Fd: Wald von Hohnegg bis Hannig, 1900-2100 m.
Fe: Alp Hannig-Mellig, 2100-2600 m.

Ff Schönegg-Mischabelhütte, 2400-3332 m.
Fg: Gletscheralp, Umgebung der Hütten (2135 m).
Fh: Obere Partie der Gletscheralp bis Lange Fluh (2849 m).
Fi: Waldrand bei Kalbermatten, um 1800 m.
Fk: Weg von Galenalp zum N.-W.-Grat des Mittaghorns, von 2000 bis 2200 m.
Fl: Wie Fk, von 2200 bis 2700 m.
Fm: Wald unterhalb Furggjen (2300 m).
Fn: Galenalp bis Plattjewirtshaus, 2000 bis 2400 m.
Fo: Wirtshaus bis Plattje, 2400 bis 2578 m.
Ga: Wald und Berggüter von Egg, Bärenfalle, Fluh, Imseng und Bider, 1700-1900 m.
Gb: Höhere Partie von Ga bis zur Alpgrenze (2100 m).
Gc: Sengflühe-Mellig, 2600-2700 m.
St: Talboden von Eisten bis Saas-Grund.
Wa: Triftalp-Weissmieshütte, meist um 2400 m.

Artenverzeichnis.

Dictynidae.

Amaurobius fenestralis (Stroem). Fi, 13. VII: 1 juv.; Fb, 16. VII: 1 ♀, 1 juv.

Titanoeca nivalis Simon. Fo, 13. VII: 5 ♀, 1 ♂ juv.; Ga, 20. VII: 1 juv.

Dictyna arundinacea (L.). Fm, 21. VII: 5 ♀.

Dictyna ? civica (Lucas). Ab, 12. VII: 1 ♀.

Dysderidae.

Segestria senoculata (L.). Ga, 20.VII: 1 ♀.

Drassidae.

Drassodes lapidosus (Walckenaer). Af, 12.VII: 1 ♂; Fb, 16.VII-7.VIII: 1 ♂, 4 ♀; Fc, 16.-30.VII: 3 ♀; Fd, 29.VII: 1 ♀; Fe, 11.-17. VII: 5 ♂, 8 ♀; Ff, 19.VII: 3 ♂; Fm, 21.VII: 1 ♀; Fn, 13.-14.VII: 1 ♂, 1 ♀; Ga, 20.VII-7.VIII: 1 ♂, 6 ♀; Gb, 28.VII: 1 ♀; Wa, 26.VII: 4 ♀.

Drassodes villosus (Thorell). Fb, 16.VII: 1 ♂, 1 ♀; Gb, 28.VII: 1 ♀.

Drassodes pubescens (Thorell). Fb, 7.VIII: 1 ♀; Ga, 8.VIII 1 ♀.

Drassodes heeri (Pavesi). Ad, 24.VII: 1 ♂, 1 ♀; Ae, 3.VIII: 3 ♀; Ag, 9.VIII: 1 ♂, 1 ♀; Ah, 23.VII: 3 ♀; Fe, 11.-17.VII: 2 ♂, 1 ♀; Ff, 19.VII: 2 ♀, 2 juv.; Fh, 15.VII-2.VIII: 1 ♂, 2 ♀; Fk, 14.-21.VII: 3 ♀; Fl, 22.VII: 1 ♂; Fn, 13.VII: 1 ♂, 3 ♀; Gc: 3 ♂; Wa, 26.VII: 5 ♀.

Drassodes vinosus (Simon). Ah, 23.VII: 2 ♀; Wa, 26.VII: 7 ♀.

Drassodes troglodytes (C. L. Koch). Aa, 1.VIII: 1 ♀ (klein!); Ae, 3.VIII: 3 ♀; Af, 12.VII: 5 ♀ (Zwerge!); Fb, 14.VII-5.VIII: 5 ♀; Fc, 16.VII: 1 ♀; Fe, 11.-17.VII: 3 ♂, 3 ♀, 1 juv.; Ff, 19.VII: 4 ♀, 2 juv.; Fg, 5.VIII: 1 ♀; Fh, 15.VII: 3 ♂, 7 ♀, 2 juv.; Fk, 21.VII: 1 ♀; Fl, 22.VII: 3 ♀; Fn, 13.-14.VII: 3 ♀; Ga, 20.VII: 1 ♂, 5 ♀; Gc, Anf. VIII: 5 ♀, 1 juv.; Wa, 26.VII: 1 ♂, 10 ♀.

Drassodes ? minor (Cambridge). Fb, 5.VIII: 1 ♀.

Zelotes subterraneus (C. L. Koch). Fc, 30.VII: 1 ♀; Fm, 21.VII: 1 ♀; Ga, 20.VII: 1 ♀.

Zelotes apricorum (L. Koch). Fb, 14.VII-7.VIII: 4 ♀; Fd, 29.VII: 1 ♀; Ga, 20.VII-7.VIII: 1 ♂, 3 ♀.

Zelotes clivicolus (L. Koch). Af, 12.VII: 1 ♀; Fe, 17.VII: 4 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♀; Ga, 22.VII: 1 ♀; Wa, 26.VII: 3 ♀.

Zelotes petrensis (C. L. Koch). Fb, 14.-16.VII: 5 ♀.

Zelotes talpinus (L. Koch). Ga, 20.-25.VII: 3 ♀.

Gnaphosa muscorum (L. Koch). Fb, 5.VIII: 1 ♀; Fk, 21.VII: 2 ♂; Fl, 22.VII: 2 ♀; Fo, 13.VII: 6 ♀, diverse juv.; Wa, 26.VII: 1 ♂, 9 ♀, 3 juv.

Gnaphosa lugubris (C. L. Koch). Ad, 24.VII: 2 ♀; Fc, 16.-30.VII: 2 ♂, 9 ♀, 2 juv.; Fd, 29.VII: 1 ♀, 1 juv.; Fe, 17.VII: 1 ♀; Wa, 26.VII: 3 ♀, 1 juv.

Gnaphosa badia (L. Koch). Af, 12.VII: 1 ♂, 6 ♀; Fb, 7.VIII: 2 ♀; Fe, 17.VII: 3 ♀; Fi, 13.VII: 1 ♀; Fk, 21.VII: 4 ♀; Fm, 21.VII: 6 ♀; Fn, 14.VII: 1 ♀; Ga, 25.VII: 1 ♀; Gb, 28.VII-10.VIII: 3 ♀.

Gnaphosa petrobia (L. Koch). Ad, 24.VII: 4 ♀; Ae, 3.VIII: 2 ♂, 4 ♀; Fe, 17.VII: 1 ♀; Gc, Anf. VIII: 1 ♂, 7 ♀, 6 juv.

Callilepis nocturna (Linné). Fb, 14.VII: 1 ♀; Fc, 30.VII: 1 ♀; Ga, 20.VII-7.VIII: 1 ♀, 1 juv.

THERIDIIDAE.

Teridion lineatum (Clerck). St, 11.VIII: 1 ♀.

Theridion bellicosum Simon. Fb, 14.VII: 1 ♀.

Theridion sisyphium (Clerck). Aa, 1.VIII: 3 ♀; Fb, 7.VIII: 1 ♀; Ga, 6.-7.VIII: 3 ♀.

Theridion petraeum L. Koch. Ad, 24.VII: 2 ♀; Ah, 23.VII: 1 ♂, 7 ♀; Fe, 17.VII: 1 ♂, 1 ♀; Fk, 21.VII: 1 ♀; Fl, 22.VII: 1 ♀; Fn, 14.VII: 2 ♀; Ga, 20.-22.VII: 3 ♀; Gb, 18.-28.VII: 2 ♀; Wa, 26.VII: 5 ♀.

Theridion denticulatum (Walckenaer). Fc, 16.VII: 1 ♀; Ga, 7.VIII: 1 ♀.

Theridion umbraticum L. Koch. Fc, 16.VII: 1 ♀.

Theridion formosum (Clerck). St, 11.VIII: 1 ♀.

Steatoda bipunctata (Linné). Fb, 16.VII: 1 juv.; Ga, 8.VIII: 1 ♀.

Lithyphantes corollatus (Linné) var. *infuscata* Schenkel. Ah, 23.VII: 2 ♀; Fb, 14.VII-5.VIII: 1 ♂, 13 ♀, 1 juv.; Ga, 6.-7.VIII: 2 ♀, 1 juv.

Asagena phalerata (Panzer). Fc, 30.VII: 4 ♀; Fe, 17.VII: 2 ♂, 3 ♀; Ga, 7.VIII: 1 ♀.

***Enoplognatha jacksoni* n. spec. Ad, 24.VII: 2 ♀; Ae, 3.VIII: 2 ♀, 2 juv.; Ah, 23.VII: 15 ♀, 1 juv.; Wa, 26.VII: 3 ♀.

Robertus lividus (Blackwall). Fb, 16.VII: 1 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♀.

Robertus truncorum (L. Koch). Ab, 12.VII: 1 ♀; Fi, 13.-30.VII: 1 ♂, 1 ♀, 1 juv.; Ga, 29.VII: 1 ♀.

ARGIOPIDAE.

Ceratinella brevis (Wider). Ad, 24.VII: 4 ♀; Af, 12.VII: 1 ♀; Fd, 29.VII: 1 ♂; Fe, 17.VII: 4 ♀; Ff, 7.VIII: 1 ♂; Fh, 15.VII: 5 ♀; Fm, 20.VII: 1 ♀; Gc, Anf. VIII: 1 ♀; Wa, 26.VII: 2 ♀.

Ceratinella brevipes (Wider). Aa, 1.VIII: 1 ♀; Ad, 24.VII: 6 ♀; Ae, 3.VIII: 1 ♀; Ag, 9.VIII: 1 ♂, 4 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♀; Fh, 15.VII-2.VIII: 1 ♂, 7 ♀; Gc, 6.VIII: 1 ♂.

Brachycentrum elongatum (Wider). Fb, 14.VII: 1 ♀.

Brachycentrum lesserti Schenkel. Fm, 20.VII: 1 ♀; Fn, 14.VII: 2 ♀.

** ? *Brachycentrum tenerum* n. sp. Wa, 26.VII: 3 ♀.

***Metopobactrus prominulus* (Cambridge). Ad, 24.VII: 1 ♂; Fe, 17.VII: 2 ♀; Wa, 26.VII: 1 ♀.

***Metopobactrus nodicornis* n. sp. Ff, 19.VII: 1 ♂.

Tiso vagans (Blackwall). Ad, 24.VII: 1 ♂.

Tiso aestivus (L. Koch). Ad, 24.VII: 2 ♂, 3 ♀; Ae, 3.VIII: 1 ♂; Fe, 17.VII: 1 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♀; Gc, Anf. VIII: 4 ♀.

** ? *Tiso clavatus* n. spec. Ab, 12.VII: 1 ♀.

Araeoncus anguineus (L. Koch). Ad, 24.VII: 6 ♂, 9 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♂, 1 ♀; Fh, 2.VIII: 1 ♂; Gc, Anf. VIII: 5 ♂, 6 ♀.

Minyriolus pusillus (Wider). Fi, 13.-30.VII: 1 ♂, 4 ♀; Fm, 20.VII: 2 ♂, 5 ♀; Fn, 14.VII: 1 ♀; Ga, 29.VII: 2 ♀; Gb, 27.VII: 1 ♂, 2 ♀.

Panamomops tauricornis (Simon). Gb, 27.VII: 1 ♂.

Diplocephalus eborodunensis (Cambridge). Ae, 3.VIII: 2 ♀; Ag, 9.VIII: 2 ♂, 7 ♀; Fe, 17.VII: 2 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♀; Fh, 2.VIII: 1 ♂, 7 ♀; Fi, 30.VII: 1 ♂; Fk, 21.VII: 5 ♂, 4 ♀; Gc, 6.VIII: 1 ♀; Wa, 26.VII: 2 ♀.

Tapinocyba affinis de Lessert. Ab, 12.VII: 2 ♀; Fb, 28.VII: 1 ♀; Fi, 13.VII: 2 ♀; Fm, 20.VII: 10 ♀; Ga, 7.VIII: 2 ♀; Gb, 27.VII: 3 ♀.

Caracladus aviculus (L. Koch). Fg, 5.VIII: 1 ♀; Ga, 7.VIII: 4 ♂, 8 ♀, 1 juv.

Entelecara media Kulczynski. Gc, Anf. VIII: 6 ♀.

Lophomma herbigradum (Blackwall). Ga, 29.VII: 1 ♀.

Scotinotylus antennatus (Cambridge). Ad, 24.VII: 4 ♀; Ah, 23.VII: 1 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♀; Fh, 15.VII: 2 ♀; Fk, 21.VII: 12 ♀; Fl, 22.VII: 5 ♀; Gc, Anf. VIII: 1 ♂, 3 ♀.

Scotinotylus alpigenus (L. Koch). Fd, 29.VII: 1 ♀; Fi, 30.VII: 1 ♀; Fm, 20.VII: 1 ♀; Fn, 14.VII: 2 ♀; Ga, 7.VIII: 13 ♀; Gb, 27.VII: 1 ♂, 3 ♀.

***Walckenaera stylifrons* (Cambridge). Fb, 5.VIII: 1 ♂.

Walckenaera cucullata (C. L. Koch). Ga, 7.VIII: 1 ♀.

Walckenaera cuspidata Blackwall. Fb, 28.VII: 1 ♀; Fi, 30.VII: 1 ♀; Fm, 20.VII: 1 ♂; Fn, 14.VII: 5 ♀.

Walckenaera vigilax (Blackwall). Ad, 24.VII: 3 ♀; Ah, 23.VII: 1 ♀; Fe, 11.VII: 1 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♀; Fg, 5.VIII: 1 ♀.

Walckenaera capito (Westring). Fe, 17.VII: 1 ♀.

Typhochraestus paetulus (Cambridge). Ad, 24.VII: 2 ♂, 3 ♀; Ae, 3.VIII: 1 ♀; Ag, 9.VIII: 6 ♀; Fh, 2.VIII: 3 ♂, 8 ♀; Gc, Anf. VIII: 2 ♂, 2 ♀.

** ? *Gongylidiellum exiguum* n. sp. Ad, 24.VII: 7 ♀; Ag, 9.VIII: 2 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♀; Gc, Anf. VIII: 3 ♀.

Gonatium rubens (Blackwall). Fl, 22.VII: 3 ♀.

Erigone remota L. Koch. Ag, 9.VIII: 4 ♂, 4 ♀; Fo, 24.VII: 5 ♂, 10 ♀.

Erigone dentipalpis (Wider). Fb, 16.VII: 1 ♀; Wa, 26.VII: 2 ♂, 1 ♀.

Microcentria pusilla Schenkel. Fn, 14.VII: 4 ♂, 5 ♀; Ga, 29.VII: 1 ♂.

Diplocentria rivalis (Cambridge). Ab, 12.VII: 1 ♂, 1 ♀; Fb, 28.VII: 1 ♂, 2 ♀; Fg, 5.VIII: 2 ♀; Fn, 14.VII: 8 ♀; Ga, 7.VIII: 5 ♀.

Hilaira excisa (Cambridge). Ga, 29.VII: 1 ♂.

Hilaira rudis (Cambridge). Ab, 12.VII: 1 ♀; Fb, 28.VII: 1 ♀; Fi, 13.VII: 5 ♀; Fn, 14.VII: 1 ♀; Ga, 29.VII: 1 ♂.

Hilaira montigena (L. Koch). Fh, 2.VIII: 8 ♂, 23 ♀. (Aeusserst zahlreich unter den Steinen einer kleinen Moräne zwischen Feegletscher und Langfluh.)

Centromerus affinis (Wider). Fb, 28.VII: 1 ♀; Fm, 20.VII: 1 ♀; Ga, 29.VII: 1 ♀.

Centromerus subalpinus de Lessert. Ab, 12.VII: 1 ♀; Fb, 28.VII: 2 ♀; Fg, 5.VIII: 3 ♀; Fi, 13.VII: 5 ♀; Fk, 21.VII: 1 ♀; Fm, 20.VII: 4 ♀; Ga, 29.VII-7.VIII: 9 ♀; Gb, 27.VII: 2 ♀.

Macrargus adipatus (L. Koch). Fb, 28.VII: 1 ♀; Ga, 29.VII: 1 ♀.

***Syedra gracilis* (Menge). Ga, 7.VIII: 1 ♀.

Microneta glacialis (L. Koch). Ae, 3.VIII: 1 ♂, 2 ♀; Ag, 9.VIII: 3 ♀; Gc, 6.VIII: 1 ♀.

Microneta subtilis (Cambridge). Ab, 12.VII: 1 ♀; Ad, 24.VII: 1 ♂.

Microneta viaria (Blackwall). Ab, 12.VII: 1 ♀; Af, 12.VII: 1 ♀; Fa, VIII: 1 ♀; Fb, 16.VII: 1 ♀; Fe, 11.VII: 1 ♀; Fm, 13.VII: 1 ♂; Ga, 25.VII-7.VIII: 2 ♀.

Micryphantes rurestris C. L. Koch. Wa, 26.VII: 1 ♂, 2 ♀.

Micryphantes nigripes (Simon). Ag, 9.VIII: 1 ♂, 5 ♀; Fh, 2.VIII: 2 ♂, 1 ♀; Gc, Anf. VIII: 3 ♂, 3 ♀.

Micryphantes gulosus (L. Koch). Ad, 24.VII: 3 ♀; Ae, 3.VIII: 1 ♀; Af, 12.VII: 1 ♀; Ak, 23.VII: 1 ♀; Fe, 17.VII: 2 ♂, 2 ♀; Ff, 19.VII: 2 ♂, 3 ♀; Fh, 15.VII: 4 ♀; Fk, 21.VII: 1 ♂, 3 ♀; Fn, 13.VII: 2 ♀; Ga, 7.VIII: 1 ♂; Gc, Anf. VIII: 1 ♀.

Poeciloneta globosa (Wider). Ad, 24.VII: 1 ♀; Fk, 21.VII:8 ♀; Fl, 22.VII: 1 ♂, 4 ♀; Gc, Anf. VIII: 1 ♂, 1 ♀.

Lephthyphantes handschini Schenkel. Ag, 9.VIII: 1 ♂; Fh, 2.VIII: 1 ♂, 2 ♀; Fk, 21.VII: 1 ♂, 3 ♀; Fl, 22.VII: 2 ♂, 1 ♀; Gc, 17.VII-6.VIII: 10 ♂, 11 ♀, 19 juv.

Lephthyphantes terricola (C. L. Koch). Fi, 13.VII: 1 ♂, 1 ♀; Fk, 21.VII: 2 ♀; Ga, 29.VII: 1 ♀.

Lephthyphantes frigidus Simon. Fe, 17.VII: 1 ♀; Fg, 5.VIII: 1 ♀, 1 juv.; Fh, 2.VIII: 1 ♀; Fk, 21.VII: 4 ♀, 1 juv.

Lephthyphantes pulcher (Kulczynski). Fg, 5.VIII: 1 ♀; Fm, 21.VII: 1 ♀; Ga, 20.VII: 1 ♂, 1 juv.

Lephthyphantes fragilis (Thorell). Fd, 29.VII: 1 ♀; Fe, 17.VII: 2 ♀; Fh, 15.VII: 5 ♀; Fm, 20.VII: 1 ♀; Ga, 8.VIII: 1 ♀; Gb, 27.VII: 1 ♀.

Lephthyphantes monticola (Kulczynski). Ad, 24.VII: 1 ♂, 1 ♀; Ag, 9.VIII: 1 ♀; Fb, 28.VII: 3 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♂, 2 ♀; Fn, 14.VII: 1 ♀.

Lephthyphantes pallidus (Cambridge). Ag, 9.VIII: 1 ♂.

*******Lephthyphantes cornutus* n. sp. Fb, 28.VII: 9 ♀; Fi, 30.VII: 1 ♂; Fn, 14.VII: 1 ♀; Gb, 27.VII: 1 ♀.

Lephthyphantes lepidus (Cambridge). Fc, 30.VII: 1 ♀.

Lephthyphantes mughi (Fickert). Gb, 27.VII: 1 ♀.

Lephthyphantes jacksoni Schenkel. Fh, 15.VII: 1 ♀; Fi, 30.VII: 1 ♀, 1 ♂ (Hinterleib schwarz); Fm, 20.VII: 2 ♀.

Linyphia marginata C. L. Koch. St, 10.VII: 1 ♂.

Linyphia hortensis Sundevall. Ab, 12.VII: 1 ♂, 2 ♀.

Bolyphantes luteolus (Blackwall). Gb, 27.VII: 1 ♀.

Cyclosa conica (Pallas). Fb, 7.VIII: 1 ♀; Ga, 8.VIII: 1 juv.

Araneus (Epeira) diadematus Clerck. Ac, 8.VIII: 2 ♀; Fb, 7.VIII: 2 ♀; Fm, 21.VII: 1 juv.; Gb, 18.VII: 1 juv.

Araneus (Epeira) ceropegius Walckenaer. Ac, 8.VIII: 1 ♀; Fb, 7.VIII: 1 ♀; Fg, 5.VIII: 1 ♀; Ga, 25.VII: 1 ♀; Gb, 28.VII: 1 ♀.

Araneus (Epeira) carbonarius (L. Koch). Ah, 23.VII: 1 ♂, 7 ♀, 7 juv.; Fl, 22.VII: 1 ♂, 4 ♀, 3 juv.; Fm, 21.VII: 1 pull; Fn, 13.VII: 1 juv.; Gc, 17.VII: 1 ♀; Wa, 26.VII: 1 ♀, 1 juv.

Araneus (Singa) albovittatus (Westring) Fm, 21 VII: 1 ♀

Araneus (Zilla) montanus (C L. Koch). Ab, 12.VII: 1 ♀; Ac, 8.VIII: 1 juv.; Af, 12.VII: 1 ♀; Ah, 23.VII: 1 ♂, 2 juv.; Fa, 10.VIII: 1 ♂, 1 ♀; Fm, 21.VII: 1 ♂, 1 ♀; Fn, 14.VII: 1 ♂; Gb, 18.VII: 1 juv.

Thomisidae.

Oxyptila horticola (C. L. Koch). Fe, 17.VII: 1 ♀.

Xysticus gallicus Simon. Fn, 13.VII: 1 ♂; St, 10.VII: 1 ♀.

Xysticus pini (Hahn). Af, 12.VII: 1 ♂, 2 ♀; Ak, 23.VII: 1 ♂; Fb, 16.VII-7.VIII: 4 ♀; Fk, 21.VII: 2 ♀; Fm, 21.VII: 1 ♀ (grosses Exemplar; Epigynenkiel schmal, braun); Ga, 20.VII: 1 ♀; Wa, 26.VII: 2 ♀.

Xysticus glacialis L. Koch. Ad, 24.VII: 9 ♀; Ae, 3.VIII: 3 ♀; Ak, 23.VII: 3 ♀; Fe, 17.VII: 9 ♀; Ff, 19.VII: 4 ♀; Fh, 15.VII-2.VIII: 1 ♂, 7 ♀; Fk, 21.VII: 1 ♀; Fl, 22.VII: 6 ♀; Fn, 13.VII: 2 ♀; Gb, 6.VIII: 1 ♀; Gc, Anf. VIII: 3 ♀; Wa, 26.VII: 6 ♀.

Xysticus robustus (Hahn). Ga, 20.VII: 1 juv.

Philodromus corticinus (C. L. Koch) (= *Ph. laricium* Simon). Fa, VIII: 1 ♀, 1 juv. (im Zimmer); Fb, 16.VII: 1 juv.; Fc, 16.VII: 1 juv.; Gb, 18.VII-10.VIII: 1 ♂, 1 ♀, 3 juv. Etwa die Hälfte der Exemplare fand sich unter überhängenden Felsen, 2 unter Steinen; ein Exemplar sah ich früher in einer Blockhalde oberhalb der Bettmeralp (Fiesch), konnte es aber nicht erwischen.

Philodromus emarginatus (Schrank). Ac, 8.VIII: 1 ♀; Fb, 5.-7.VIII: 2 ♀.

Philodromus vagulus Simon (= *Ph. alpestris* L. Koch). Ac, 8.VIII: 4 ♀; Fb, 16.VII-5.VIII: 4 ♀; Fk, 21.VII: 3 ♀; Fm, 21.VII: 1 ♀; Ga, 20.VII-8.VIII: 1 juv., 2 ♀; Gb, 22.VII-10.VIII: 4 ♀.

Philodromus aureolus var. *caespiticola* (Walckenaer). Aa, 26.VII-1.VIII: 6 ♀; Ab, 12.VII: 1 ♀; Ac, 8.VIII: 2 ♀; Fa, VIII: 3 ♀; Fb, 7.VIII: 4 ♀; Ga, 29.VII-7.VIII: 2 ♀; Gb, 28.VII: 1 ♀; St, 10.VII: 1 ♀.

Thanatus alpinus Kulczynski. Ad, 24.VII: 1 ♂, 1 juv.; Ae, 3.VIII: 1 ♂, 2 ♀; Ah, 23.VII: 1 ♂; Fb, 14.VII-5.VIII: 5 ♀; Fd, 29.VII: 1 ♀; Fe, 17.VII: 2 ♂, 2 ♀, 5 juv.; Fk, 21.VII: 1 ♂, 1 juv.; Fm, 21.VII: 1 ♂, 4 ♀, 3 juv.; Fn, 13.VII: 1 juv.; Ga, 20.VII-7.VIII: 1 ♂, 3 juv.; Wa, 26.VII: 3 ♀.

Tibellus oblongus (Walckenaer). Ac, 8.VIII: 1 juv.; Gc, Anf. VIII: 1 ♂.

Clubionidae.

Micrommata virescens (Clerck). Fa, VIII: 1 juv.; Ga, 25.VII-7.VIII: 2 ♀, 2 juv.

Clubiona reclusa Cambridge. Fa, VIII: 3 ♀.

Clubiona ? kulczynskii de Lessert. Ab, 12.VII: 1 ♀ (dunkel).

Clubiona hilaris Simon. Aa, 1.VIII: 1 ♀; Ab, 12.VII: 5 ♀; Ac, 8.VIII: 2 ♀; Ah, 23.VII: 1 ♀; Fb, 7.VIII: 2 ♀; Fi, 13.VII: 1 ♀; Fm, 21.VII: 3 ♀; Ga, 7.VIII: 1 ♀; Gb, 18.-22. VII: 8 ♀.

Clubiona decora Blackwall. Fb, 14.VII: 1 ♀; Ga, 7.VIII: 1 ♂.

Chiracanthium punctorium (Villers). St, 10.VII: 1 ♂.

***Zora nigrimana* n. sp. ? Ad, 24.VII: 2 ♀; Ae, 3.VIII: 1 ♀.

Micaria scenica Simon. Ae, 3.VIII: 1 ♀; Fc, 30.VII: 2 ♀; Fn, 13.-14.VII: 1 ♂, 4 ♀; Wa, 26.VII: 1 ♀.

Micaria breviuscula Simon. Ae, 3.VIII: 1 ♀; Ag, 9.VIII: 1 ♂; Ah, 23.VII: 2 ♀; Fd, 29.VII: 1 ♂; Ff, 19.VII: 1 ♀; Fh, 15.VII-2.VIII: 1 ♂, 5 ♀; Fk, 21.VII: 1 ♀; Fl, 22.VII: 1 ♂; Fm, 21.VII: 1 ♂; Fn, 14.VII: 1 ♂, 1 ♀; Wa, 26.VII: 3 ♂.

AGELENIDAE.

Textrix denticulata (Olivier). Aa, 26.VII: 1 juv.; St, 11.VIII: 1 juv.

Tegenaria silvestris L. Koch. Fn, 14.VII: 1 ♀.

Coelotes pickardi Cambridge. Ad, 24.VII: 2 ♀, 1 juv.; Ae, 3.VIII: 1 ♀, 1 juv.; Ag, 9.VIII: 2 ♀, 1 juv.; Fb, 28.VII: 1 ♂; Fe, 17.VII: 1 ♀, 5 juv.; Ff, 19.VII: 2 ♀; Fh, 15.VII-2.VIII: 4 ♀, 5 juv.; Fi, 13.VII: 2 ♂, 6 ♀, 3 juv.; Fk, 21.VII: 1 ♂, 5 ♀, 1 juv.; Fl, 22.VII: 2 ♂, 4 ♀, 3 juv.; Fn, 13.VII: 2 ♀, 2 juv.; Gc, Anf. VIII: 5 ♀, 1 juv.; Wa, 26.VII: 1 ♂.

Cryphoeca silvicola (C. L. Koch). Fb, 28.VII: 1 ♂, 1 ♀; Ga, 29.VII: 1 ♀.

PISAURIDAE.

Pisaura mirabilis (Clerck). St, 10.VII: 1 ♂.

LYCOSIDAE.

Tarentula nemoralis (Westring). Ab, 12.VII: 1 ♀; Fa, VIII: 1 ♂; Fb, 7.VIII: 1 ♂; Fc, 16.VII: 1 ♀; Fe, 17.VII: 1 ♂; Ga, 20.VII-7.VIII: 3 ♂; Gb, 22.VII: 1 ♂, 1 ♀.

Tarentula renidens (Simon). Fb, 28.VII: 1 ♀; Ga, 20.VII-7.VIII: 1 ♂, 1 ♀, 1 juv.; Gb, 18.-27.VII: 2 juv.

Tarentula fabrilis (Clerck). Fb, 14.VII-5.VIII: 2 ♀, 4 juv.; Fd, 29.VII: 1 ♀; Ga, 20.VII: 1 ♀, 2 juv. Ein junges ♂ lag tot im Wohnschacht, mit eingeschrumpftem Hinterleib, darauf eine grosse, lebende Schmarotzermade.

Tarentula barbipes (Sundevall). Ah, 23.VII: 1 ♀; Fa, Anf. VIII: 2 ♀; Fe, 11.VII: 1 ♂, 1 ♀; Gb, 6.VIII: 1 ♀.

Tarentula cuneata (Clerck). Ab, 12.VII: 1 ♂; Ga, 7.VIII: 1 juv.

Tarentula pulverulenta (Clerck). Fa, VIII: 1 ♂; Fb, 28.VII: 1 ♀; Ga, 25.VII: 1 ♂.

Tarentula aculeata (Clerck). Aa, 1.VIII: 1 ♀; Fb, 16.VII: 1 ♂; Fk, 21.VII: 1 ♀; Fl, 22.VII: 2 ♀; Fm, 21.VII: 6 ♂, 5 ♀, 8 juv.; Fn, 14.VII: 3 ♂, 2 ♀; Gb, 18.-22.VII: 3 ♂.

Lycosa mixta Kulczynski. Fh, 15.vii: 1 ♂; Fn, 14.vii: 1 ♂; Wa, 26.vii: 1 ♂.

Lycosa tarsalis Thorell. Af, 12.vii: 1 ♂; Fb, 5.viii: 1 ♀.

Lycosa blanda C. L. Koch. Ad, 24.vii: 1 ♀; Ae, 3.viii: 1 ♂; Af, 12.vii: 1 ♂, 1 ♀; Ah, 23.vii: 1 ♂, 2 ♀; Fb, 14.vii-7.viii: 17 ♂, 23 ♀; Fc, 16.-30.vii: 2 ♂, 7 ♀; Fd, 29.vii: 1 ♀; Fe, 11.-17.vii: 7 ♂, 2 ♀; Ff, 19.vii: 1 ♂; Fg, 5.viii: 1 ♂; Fh, 15.vii: 2 ♂; Fl, 22.vii: 1 ♂; Fm, 21.vii: 1 ♂, 1 ♀; Fn, 13.-14.vii: 3 ♀; Ga, 20.vii-7.viii: 5 ♂, 15 ♀; Gb, 22.vii-6.viii: 3 ♂, 3 ♀; Gc, Anf. viii: 1 ♂; St, 11.viii: 1 ♂; Wa, 26.vii: 7 ♂, 3 ♀.

Lycosa cursoria C. L. Koch. Ga, 25.vii: 1 ♂.

Lycosa amentata (Clerck). Fb, 5.viii: 3 ♀; Ga, 6.viii: 1 ♀; Gb, 28.vii: 1 ♀.

Lycosa ferruginea L. Koch. Ac, 8.viii: 2 ♀; Fl, 22.vii: 1 ♀; Fm, 21.vii: 1 ♂, 4 ♀; Gb, 27.vii: 1 ♂; Wa, 26.vii: 1 ♂.

Lycosa giebeli Pavesi. Ad, 24.vii: 4 ♂, 1 ♀; Fk, 21.vii: 1 ♀; Fl, 22.vii: 1 ♂, 1 ♀; Fn, 13.vii: 2 ♂.

Lycosa ludovici Dahl. Ad, 24.vii: 2 ♂, 2 ♀; Ae, 3.viii: 2 ♂; Ah, 23.vii: 1 ♂, 2 ♀; Fe, 17.vii: 5 ♂, 4 ♀, 1 juv.; Ff, 19.vii: 3 ♂, 3 ♀; Fh, 15.vii-2.viii: 3 ♂, 1 ♀, mehrere juv.; Fl, 22.vii: 1 ♀; Fn, 13.vii: 1 ♂, 1 ♀; Gb, 6.-10.viii: 3 ♀; Gc, Anf. viii: 2 ♂, 3 ♀, 2 juv.

Lycosa wagleri Hahn, var. *nigra* C. L. Koch. Ag, 9.viii: 1 ♂; Gb, 6.viii: 1 ♀; Wa, 26.vii: 1 ♂.

Lycosa schenkeli de Lessert. Fh, 15.vii: 1 ♀; Fk, 21.vii: 1 ♀; Fm, 21.vii-8.viii: 3 ♂, 12 ♀, 1 juv.

Salticidae.

Heliophanus aeneus (Hahn). Af, 12.vii: 2 ♂, 1 ♀; Fb, 14.vii: 1 ♀; Fc, 16.vii: 1 ♂, 2 ♀; Ga, 7.-8.viii: 2 ♂, 1 ♀; Gb, 18.-28.vii: 6 ♂, 3 ♀.

Heliophanus lineiventris Simon. Fe, 17.vii: 1 ♀.

Euophrys erratica (Walckenaer). Fm, 21.vii: 1 ♀; Gb, 22.vii: 2 juv.

Euophrys ? terrestris (Simon). Fm, 21.vii: 1 ♀.

Euophrys petrensis C. L. Koch. Ae, 3.viii: 3 ♀; Fb, 14.vii: 1 ♀; Fe, 11.-17.vii: 1 ♂, 7 ♀; Ff, 19.vii: 1 ♀; Fh, 15.vii: 2 ♀; Fl, 22.vii: 1 ♀; Gc, Anf. viii: 1 ♂, 4 ♀; Wa, 26.vii: 6 ♀.

Sitticus longipes (Canestrini). Ad, 24.VII: 3 ♂, 1 ♀; Ae, 3.VIII: 1 juv.; Af. 12.VII: 1 ♂; Ag, 9.VIII: 1 juv.; Ah, 23.VII: 3 ♂, 4 ♀, 5 juv.; Fe, 17.VII: 1 ♂, 1 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♂; Fo, 13.VII: 4 ♂, 5 ♀, 3 juv.; Wa, 26.VII: 1 ♂.

Sitticus saxicola (C. L. Koch). Fn, 14.VII: 1 ♂.

Salticus scenicus (Linné). Fb, 14.-16.VII: 5 ♀; Fc, 16.VII: 1 ♂.

Aelurillus insignitus (Olivier). Ah, 23.VII: 2 ♂, 1 juv.; Fb, 16.VII: 1 ♂, 1 ♀; Fc, 16.VII: 1 ♂; Fe, 17.VII: 3 ♂; Gb, 18.VII: 1 ♂, 1 juv.; Wa, 26.VII: 3 juv.

Phlegra fasciata (Hahn). Fc, 16.VII: 1 ♂; Fe, 17.VII: 1 ♂.

PHALANGIIDAE.

Liobunum limbatum L. Koch. St, 11.VIII: 2 ♂, 1 ♀.

Dicranopalpus gasteinensis Doleschal. Ff, 19.VII: 1 juv.; Fk, 21.VII: 1 St.; Fn, 13.VII: 1 St.; Gc, 6.VIII: 1 juv.

Mitopus morio (Fabricius). Aa, 1.VIII: 1 juv.; Ab, 12.VII: 1 juv.; Ag, 9.VIII: 3 juv.; Fa, 10.VIII: 2 juv.; Fb, 28.VII: 1 ♂; Fc, 30.VII: 1 St.; Fi, 13.VII: 1 juv.; Fk, 21.VII: 1 juv.; Fl, 22.VII: 1 ♀; Ga, 20.VII-7.VIII: 1 ♂, 5 juv.; Gb, 28.VII: 1 juv.; Wa, 26.VII: 4 juv.

Parodiellus obliquus (C. L. Koch). Ae, 3.VIII: 2 juv.; Ak, 23.VII: 2 ♀; Fb, 16.VII: 1 ♀; Fe, 17.VII: 1 ♂, 2 ♀; Ff, 19.VII: 1 ♂, 1 ♀, 3 juv.; Fh, 15.VII: 1 juv.; Fk, 21.VII: 1 ♀, 1 juv.; Fn, 13.VII: 1 juv.; Gb, 18.VII-10.VIII: 3 juv., 1 ♀; Gc, Anf. VIII: 1 juv.

Platybunus bucephalus (C. L. Koch). Fa, Anf. VIII: 2 ♀ (im Zimmer); Ga, 20.VII: 2 ♀; Gb, 10.VIII: 3 ♀.

Platybunus pinetorum (C. L. Koch). Aa, 1.VIII: 1 ♀; Fb, 28.VII: 2 ♀· Ga, 20.VII: 1 ♀; Gb, 10.VIII: 1 ♂, 1 ♀.

Megabunus rhinoceros (Canestrini). Ab, 12.VII: 1 St.; Ad, 24.VII: 3 St.; Ae, 3.VIII: 1 St.; Af, 12.VII: 1 St.; Fe, 17.VII: 1 St.; Ff, 19.VII: 2 St.; Fh, 2.VIII: 3 St.; Fn, 14.VII: 1 St.; Gb, 10.VIII: 1 St.; Gc, Anf. VIII: 5 St.

NEMASTOMATIDAE.

Nemastoma dentipalpe (Ausserer). Ga, 7.VIII: 2 ♂, 1 ♀.

Nemastoma chrysomelas (Hermann). Fi, 30.VII: 1 St. (frish gehäutet !).

OBISIIDAE.

Obisium jugorum L. Koch. Ad, 24.VII: 22 St.; Ae, 3.VIII: 4 St.; Ag, 9.VIII: 1 St.; Ah, 23.VII: 2 St.; ? Fb, 28.VII: 1 St.; Fe, 17.VII: 2 St.; Ff, 19.VII: 3 St.; Fg, 5.VIII: 2 St.; Fh, 15.VII-2.VIII: 28 St.; Fk, 21.VII: 1 St.; Fl, 22.VII: 8 St.; ? Fm, 20.VII: 1 St.; Fn, 13.VII: 8 St.; Gb, 27.VII: 2 St.; Gc, Anf. VIII: 41 St.; Wa, 26.VII: 3 St.

CHTHONIIDAE.

Chthonius tenuis, L. Koch. Ga, 7.VIII: 2 St.

Beschreibungen und Bemerkungen.

Dictyna ? civica (Lucas).

Das Exemplar ist etwas kleiner als DE LESSERT (7*a*: p. 29)[1] angibt, nur ca. 2mm,8 lang. Uebereinstimmend mit den Angaben KULCZYNSKIS (2*a*: p. 155) berühren sich die Mandibeln nur an der Basis und Spitze, dazwischen weichen sie etwas auseinander. Die Ringelung der ziemlich hellen Beine ist sehr undeutlich, nur an Femur und Patella etwas merklicher. Das von KULCZYNSKI angegebene Punktpaar auf dem Dorsum des Hinterleibs ist gut entwickelt, aber nicht sehr dunkel; diese Punkte liegen an den Seiten des hellen Zwischenraums, der die vordere Medianbinde von dem ersten, grössten Winkelfleck auf der Hinterhälfte des Abdomens trennt; der folgende Winkelfleck ist undeutlich und die Abdominalmitte dahinter bis gegen die Spinnwarzen hell.



FIG. 1.
Dictyna ? civica (Lucas) ♀.
Epigyne.

[1] Siehe Literaturverzeichnis am Schluss.

Die beiden Gruben der Epigyne sind nicht so ausgedehnt schwarz, wie andere Autoren angeben; nur hinten sind dicht am Mediankiel zwei kleine, dunkle Punkte sichtbar (unter Alkohol). Von derjenigen von *D. arundinacea* (L.) unterscheidet sich die Epigyne durch den längeren Kiel und die schmaleren Gruben, deren Vorderrand halbkreisförmig, nicht geradlinig ist; die Gruben sind seitlich und hinten vollständig offen, so gut wie gar nicht begrenzt.

Drassodes ? minor (Cambridge).

Das Exemplar stimmt mit denjenigen von Fiesch überein; der helle Innenraum zwischen den Aesten des hufeisenförmigen Epigynenrandes weist einen mittleren Längskiel auf, der nach Kulczynski (2*c*: p. 219) nicht vorhanden sein sollte.

Drassodes troglodytes (C. L. Koch).

Bei dieser gemeinen Art ist sowohl die Körpergrösse, als die Form der Epigyne sehr veränderlich: Die Rinne am Epigynenkiel kann völlig verschwinden; die Exemplare der tieferen Lagen sind zuweilen beträchtlich kleiner.

Enoplognatha jacksoni n. sp.

Die Tiere gleichen kleinen *Zilla* zum Verwechseln; die Beine sind aber gänzlich unbestachelt. Mit *Enoplognatha mandibularis* (Lucas) var. *nigrocincta* Simon ist die Art wohl nahe verwandt, doch erklärt Herr Dr. A. R. Jackson in Chester, der so freundlich war, Exemplare derselben mit solchen von *E. thoracica* (Hahn), *E. maritima* Simon, *E. mandibularis* (Lucas) und *E. testacea* Simon zu vergleichen, dass sie mit keiner dieser Arten übereinstimme und vermutlich neu sei.

Länge des Cephalothorax ca. $1^{mm},8$, Breite $1^{mm},4$; Abdomen etwa $3^{mm},2$ lang und $2^{mm},2$ breit; Bein I: $7^{mm},2$, IV: 7^{mm}, II: $5^{mm},6$, III: 5^{mm}.

Die hintere Augenreihe ist deutlich procurv; das Intervall der hintern Mittelaugen ist etwas grösser als ein Augendurchmesser, der Abstand von den Seitenaugen etwa das 1½-fache jener Strecke. Die vordere Augenreihe ist gerade oder kaum procurv; die Mittelaugen sind deutlich kleiner als die seitlichen, aber die 3 Abstände sind subegal, etwa gleich gross wie der Durchmesser eines Mittelauges. Das Viereck der Mittelaugen ist hinten nur unbedeutend

breiter als vorn und etwa so lang wie hinten breit oder eher länger. Der Clypeus ist etwas höher als die Area der Mittelaugen lang. Die Mandibeln sind mindestens doppelt so lang als der Clypeus hoch, von der Basis bis zum distalen Ende annähernd gleich breit; letzteres ist beinahe quer abgestutzt; die Aussenecke liegt nur wenig tiefer als die zahnförmige Innenecke; diese ist wie die übrige Mandibeloberfläche beborstet; ihre Spitze ist der innerste Zahn des kurzen, etwas concaven, quer gelegenen Oberrandes der Klauenfurche; dieser trägt im Ganzen 4 subegale Zähnchen; das



FIG. 2.
Enoplognatha jacksoni n. sp., ♀.
Epigyne.

der Klaueninsertion nächst gelegene ist das grösste und steht von den andern etwas mehr ab; eventuell ist es der von aussen sichtbare, einzige, grössere Zahn des Unterrandes der Klauenfurche; lange, kräftige, gekrümmte Borsten wölben sich nämlich über die Klauenfurche und verdecken die Zähnchen teilweise.

Das Hinterende des Sternums ist in einen schmalen Stiel ausgezogen, der sich zwischen die Hüften IV einschiebt und sie trennt. Das Abdomen ist elliptisch, schwach depress.

Färbung: Der Cephalothorax ist trüb lehmfarben; die reinste Nuance besitzt der Kopf; trüber, schwärzlicher sind die schmal schwarz umrandeten Seiten; lehmfarben sind auch der Clypeus, die Mandibeln, Maxillen, Hüften und Beine; das Labium und das Sternum sind beträchtlich dunkler, braun. Auf dem Hinterleibsrücken ist die Grundfarbe des Mittelfeldes von derjenigen der Seiten nicht verschieden, hellgrau, mit kleineren weissen und etwas grösseren und spärlichern schwarzen Flecken übersät; die Blattzeichnung der Oberseite ist nur durch den stark festonierten, schwarzen Rand markiert, dessen nach aussen vorspringende Zacken breiter schwarz gefärbt sind; der dunkle « Mittelnerv des Blattes » hat 2 Paar Seitenzweige oder Querbalken; das « Blatt » hat am Vorderende einen kurzen, hellen « Stiel ». Der Bauch hat

hinter der Querfalte eine weisse Hufeisenzeichnung, die stark an diejenige der Epeiren erinnert; sie ist hinten in der Mitte ± unterbrochen; das von ihr eingeschlossene Feld ist entweder einfarbig dunkel oder aber ein dunkles Hufeisen mit hellerem Zwischenraum, mit oder ohne dunkle Mittellinie. Vor den Spinnwarzen ist ein ± deutlicher, schwärzlicher Querfleck, um dieselben ein Kranz abwechselnder heller und dunkler Flecke.

Epigyne: Das Geschlechtsfeld ist runzlig und beborstet; hinten über der Bauchfalte ist ein glattes, etwas erhabenes, leicht wulstförmiges, queres Feldchen und vor dessen Mitte eine deutliche, runde, kleine Grube.

Die Tiere, leider lauter Weibchen, fanden sich besonders zahlreich in der Nähe der Alphütten der Almageleralp an einem sonnigen Abhang unter Steinen. Jedes Weibchen bewachte meist mehrere kleine, rundliche Eicocons.

? *Brachycentrum tenerum* n. sp. ?

Totallänge $1^{mm},4$–$1^{mm},6$; Cephalothorax eines Exemplares $0^{mm},6$ lang, $0^{mm},5$ breit; Stirne $0^{mm},3$; Beine: IV $1^{mm},8$, I und II $1^{mm},4$, III $1^{mm},25$

Der Cephalothorax ist ziemlich kurz und breit, nach vorn wenig verschmälert; die hintere Abdachung ist steil, der Kopf hinter der Augenarea gewölbt; hinter der Kopfpartie ändert die Profillinie die Richtung und wird horizontal bis zum Beginn der hintern Declivität. Die Mittelritze ist undeutlich; am ausgeprägtesten und schärfsten sind die Kopffurchen; die andern Seitenfurchen sind undeutlich Die Kopfwölbung ist glänzend, glatt, der Brustteil dagegen, besonders an den Seiten ziemlich dicht retikuliert, matt; vertiefte Punkte und Punktreihen sind keine vorhanden

Die hintere Augenreihe ist so stark procurv, dass die vordere Tangente der Mittelaugen die seitlichen hinten kaum berührt; die Hinteraugen sind klein und weit getrennt; der Zwischenraum der mittleren ist fast 1½mal so gross als ihr Durchmesser; der Abstand von den Seitenaugen ist etwas kleiner als das Intervall der mittleren. Die Reihe der Vorderaugen ist procurv, d. h. die obere Berührungslinie ist fast gerade, die untere deutlich abwärts gebogen, da die Mittelaugen beträchtlich kleiner sind als die seitlichen; die Abstände sind klein, namentlich der der Mittelaugen, der kaum grösser ist als ihr Radius. Das Trapez der Mittelaugen ist vorn sehr schmal,

etwa so lang wie hinten breit und höher als der Clypeus. Die Mandibeln sind etwa so lang wie die Entfernung des Clypeusrandes von der obern Grenze der Augenarea. Der Oberrand der Klauenfurche hat 5 Zähnchen, deren letztes sehr klein und unscheinbar ist; die 4 Zähnchen des Unterrandes sind sehr klein, besonders die zwei letzten.

Das Sternum ist sehr glatt und glänzend, mit breitem, die Hüften IV weit trennendem Hinterende.

Die Beine sind kurz und stämmig; besonders die Femora, Patellen und Tibien I bis III sind eigentümlich plump und klotzig; die dorsalen Stacheln an Patellen und Tibien sind auffallend kurz, kürzer

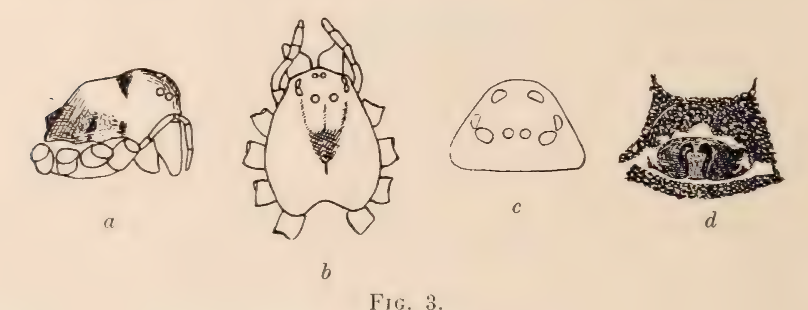


FIG. 3.

? *Brachycentrum tenerum* n. sp., ♀.
a = Cephalothorax von der Seite, *b* = von oben, *c* = von vorn, *d* = Epigyne.

als die Breite der entsprechenden Glieder. Der Metatars IV hat k e i n Hörhaar, wohl aber steht auf dem Rücken des Metatars I ein solches im distalen Viertel.

Das Abdomen hat lederartig gerunzelte Oberfläche aber k e i n verhorntes Rückenschild.

Das Sexualorgan ist eine quere, braune Platte mit einem hellen, gelblichweissen Feldchen in der Mitte, das vom Hinterrand aus in die Platte eingreift und sie der Länge nach fast ganz durchschneidet; dieses Feldchen ist seitlich durch scharfe Risse von der Grubenplatte abgegrenzt; es ist etwas länger als breit, nach vorn schwach verbreitert, herzförmig, in der Mitte parallelseitig begrenzt; zu hinterst weichen seine Seiten wieder auseinander.

Färbung: Beim dunkelsten Exemplar ist der Cephalothorax fast einfarbig pechbraun, bei den helleren lehmbraun mit dunklerm Rand

und der häufig vorkommenden Wappen- oder Dreizackzeichnung am Kopfe. Die Mundteile sind lehmfarben, ebenso die Beine; die Tibien und Metatarsen sind mehr orange; das Sternum ist viel dunkler, schwarzbraun; das Abdomen ist dunkel bleifarben, und längs seiner Mitte zieht sich eine Reihe äusserst feiner, heller Winkelflecke, die nur unter Alkohol deutlich sichtbar sind.

Da der Hinterleib kein verhorntes Schild besitzt und am Cephalothorax jegliche Andeutung vertiefter Punkte fehlt, fügt sich die Art nur mässig der Gattung *Brachycentrum* ein; am nächsten scheint sie noch mit *B. cucurbitinum* (Simon) verwandt zu sein, doch passt weder die Schilderung der Farbe noch die der Epigyne dieser Art auf meine Exemplare.

Metopobactrus nodicornis n. sp. oder var. von *M. falcifrons* Simon.

Länge $1^{mm},7$.

Die hintere Abdachung des Cephalothorax ist ziemlich steil; davor verläuft die Profillinie für eine längere Strecke horizontal, um dann allmählich zum Kopfhorn anzusteigen; letzteres ragt schräg nach oben und vorn vor, verschmälert sich erst aus ziemlich breiter Basis kegelförmig und endet dann schliesslich in einem deutlichen Knopf; dieser trägt kleine, gebogene Härchen; verein-

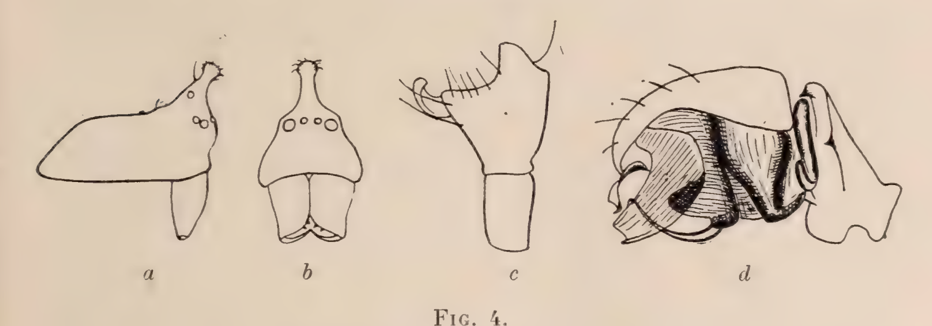


Fig. 4.

Metopobactrus nodicornis n. sp., ♂.

a = Cephalothorax von der Seite, *b* = von vorn; *c* = Tibia des l. Palps von oben; *d* = Tibia und Bulbus des l. Palps von der Seite.

zelte, längere, gekrümmte Börstchen sind weiter unten am Kopfhorn auf niedrigen Schwielen aufgepflanzt. Unter dem Kopfhorn ist die Augenregion vorgewölbt, der eigentliche Clypeus darunter wieder ausgehöhlt; das Ganze erinnert an *M. falcifrons* Simon (14*c*:

Fig. 589, p. 720), nur ist bei dieser Art das Kopfhorn viel länger, dünner und stärker gebogen und der Endknopf kleiner.

Die hintern Mittelaugen stehen seitlich an der Basis des Kopfhorns, fast senkrecht aber hoch über den hintern Seitenaugen. Die vordere Augenreihe scheint deutlich procurv, obschon die obere Tangente fast gerade ist, weil die Mittelaugen viel kleiner, nicht halb so gross sind als die seitlichen. Die drei Intervalle der Vorderaugen sind ungefähr gleich gross, wegen der Kleinheit der Mittelaugen eher grösser als ein Durchmesser der letztern, aber kleiner als der der Seitenaugen. Die Mandibeln sind wenig länger als der hohe Clypeus, nach unten wenig verschmälert.

Der Cephalothorax ist wie das Sternum dunkel pechbraun, der Kopfaufsatz etwas heller; hinter diesem zieht sich über die Rückenmitte ein schwärzlicher Schatten, auch der Seitenrand ist dunkler. Das Abdomen ist schwärzlich, die Palpen pechbraun, die Beine orangefarben.

Palpen: Die Oberansicht der Tibia stimmt fast völlig mit Simons Fig. 590 (14 *c*) überein, nur ist bei der neuen Art das Glied distal etwas stärker verbreitert und die Apophyse nicht ganz so schlank wie in der citierten Figur. In der Seitenansicht fällt die grosse, kissenförmige Anschwellung des distalen Endes der Tibiaunterseite auf. Der Bulb stimmt mit dem von *M. prominulus* (Cambr.) fast völlig überein, nur die breite, durchscheinende Lamelle am distalen Bulbende zeigt etwas merklichere Unterschiede.

Wie *Metopobactrus prominulus* (Cambr.) besitzt auch die vorliegende Art ein Hörhaar auf $^3/_4$ der Länge des Metatarsus IV. Sollte die Untersuchung zahlreicher Exemplare ergeben, dass der Kopfaufsatz in seiner Längenentwicklung Unterschiede aufwiese, so wäre an Einordnung zu *M. falcifrons* Simon zu denken.

Metopobactrus ? prominulus (Cambridge).

Das einzige ♂ meiner Ausbeute passt ziemlich zu Simons Figuren (596 und 597 auf pag. 723, 14 *c*), nur ist bei meinem Exemplar das die hintern Mittelaugen tragende Kopftuberkel etwas stärker ausgebildet, auch trägt es die für *M. falcifrons* Sim. und *M. verticalis* (Sim.) charakteristischen, kleinen, gebogenen Härchen, die Fig. 596 nicht angibt. In der Oberansicht des Palps scheint bei meinem Exemplar die Patella relativ kürzer zu sein; am distalen Ende der Tibia zeichnet Simon die Aussen- und Innenecke ähnlich

ausgebildet; bei dem Exemplar von Saas-Fee sehe ich die Aussenecke stärker vorragend; die Innenecke aber scheint zu fehlen; dagegen ist die Apophyse ähnlich, gerade vorgestreckt, dreieckig, mit etwas abgerundeter Spitze. Verglichen mit *M. nodicornis* zeigt

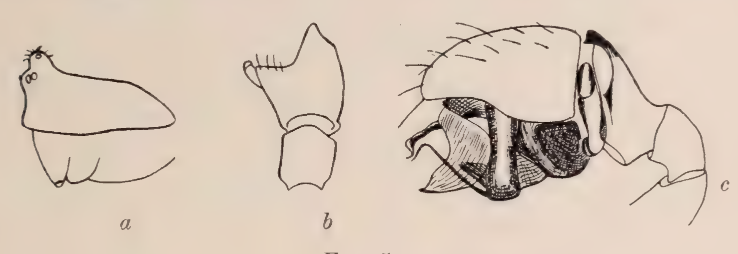


FIG. 5.
Metopobactrus ? prominulus (Cambr.) ♂.
a = Cephalothorax von der Seite; *b* = Patella + Tibia des l. Palps von oben; *c* = Tibia und Bulbus des l. Palps von der Seite.

die Tibia des Palps in der Seitenansicht die kissenförmige Anschwellung am distalen untern Ende nicht. Die durchscheinende Endlamelle des Bulbs ist etwas anders geformt, namentlich ragt das schwarze, zahnförmige Ende stärker vor.

Die Farbe des Cephalothorax ist ebenfalls dunkel pechbraun und der Rand schwärzlich; das Kopftuberkel ist aber nicht heller. Die Beine sind eher etwas blasser orangefarben, der Tarsus des Palps aber dunkler als bei der neuen Art.

Die Länge des ♂ beträgt 1mm,6.

Tiso aestivus (L. Koch).

Exemplare dieser Art habe ich früher als *T. morosus* Simon bestimmt (13: p. 307, 11: p. 88). Die Figuren, die CHYZER und KULCZYNSKI (2 *b*: Bd. II, Taf. V, Fig. 7 *a-d*) und A. R. JACKSON (5: Fig. 9-11) für *Tiso aestivus* L. Koch geben, passen so vorzüglich zu meinen Exemplaren, dass die nunmehrige Benennung als sicher gelten kann; anderseits zeigt aber auch SIMONS Fig. 296 (14 *c*: p. 509) vom Palp des *Tiso morosus* keinen nennenswerten Unterschied. Ich betrachte *T. morosus* Simon als Synonym von *T. aestivus* (L. Koch).

? *Tiso clavatus* n. sp. ?

Dimensionen: Länge des Cephalothorax 0mm,7, Breite 0mm,4, Breite am Vorderende 0mm,25. Abdomen 1mm.

Die Kopfbrust ist nach vorn wenig verschmälert; die Profillinie zeigt hinter den Augen eine deutliche Wölbung; die durch einen annähernd horizontalen Verlauf hervorgerufene Einbuchtung in der Gegend der Mittelritze ist nur unbedeutend; die hintere Abdachung hat dann fast dieselbe Neigung wie die Hinterhälfte der Kopfwölbung, ist also nicht sehr steil. Die Kopffurchen sind wenig ausgeprägt, übrige Seitenfurchen keine zu erkennen, wohl aber die Mittelritze. Die Kopfwölbung ist sehr glatt und glänzend, die Brustseiten sind fein reticuliert aber noch ziemlich glänzend. Die ganze Kopfbrust ist fast gleichförmig hellbraun, am Seitenrand nicht merklich verdunkelt.

Die hintere Augenreihe ist deutlich recurv (bei *Tiso vagans* (Blw.) dagegen schwach procurv); die Augen dieser Reihe sind kleiner als bei letzterer Art, unter sich gleich gross; ihre Abstände sind subegal, derjenige der mittleren fast gleich dem 1½-fachen eines Augendurchmessers. Wie bei *T. vagans* ist die vordere Augenreihe leicht recurv, auch sind die Mittelaugen sehr klein und berüh-

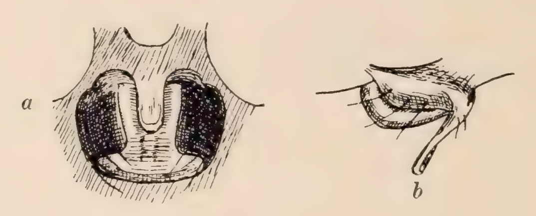


Fig. 6.
Tiso clavatus n. sp. ♀.
a = Epigyne von unten; *b* = von der Seite.

ren sich beinahe, d. h. ihr Zwischenraum ist kaum so gross als ihr Radius; auch hier sind die vordern Seitenaugen viel grösser als die mittleren; sie sind aber um mehr als ihren Horizontaldurchmesser von diesen entfernt, also viel weiter als bei *T. vagans*. Das Trapez der Mittelaugen ist vorn sehr schmal, kürzer als hinten breit und niedriger als der Clypeus, der relativ höher ist als derjenige von *T. vagans*. Die Mandibeln sind etwa so lang wie Clypeus + Augenfeld hoch; nach dem distalen Ende sind sie innen bogenförmig verschmälert; der Oberrand der Klauenfurche hat nur 5 Zähnchen statt 6 wie bei *T. vagans*, doch ist wie bei dieser Art das basale Zähnchen das kleinste und von den übrigen etwas isoliert. Die

Mandibeln sind bei ähnlicher Nuance etwas dunkler als der Cephalothorax; die vordern Mittelaugen sind von einem gemeinsamen dunkeln Hof umgeben, ebenso die Seitenaugen jeder Seite. Das Sternum ist sehr glatt und glänzend, dunkler, russiger als die Kopfbrust; das die Hüften IV trennende Hinterende ist eher etwas schmaler, als eine derselben lang.

Die Beine sind etwas länger als bei *T. vagans*, so ist Tib. + Pat. IV $0^{mm},8$ lang, bei letzterer Art nur $0^{mm},6$; der Metatars IV bei beiden Arten $0^{mm},4$. An den Klauen des 1. Beinpaares kann ich bei 100-facher Vergrösserung keine Kammzähne erkennen. Die Stachelborste auf dem Rücken von Tibia IV ist etwas länger als das Glied breit. Die Gliedmassen sind ähnlich gefärbt wie der Cephalothorax, etwas ins Orangefarbene ziehend. Das Abdomen ist ziemlich hell grau, nur schwach und kurz behaart.

Epigyne: Eine hellbraune Platte von der Form eines umgekehrten T (⊥) wird seitlich von 2 dunkeln Flächen begrenzt; über dem Längsbalken liegt eine helle, weissliche Ligula, die am Vorderrand der Epigyne entspringt, etwa die Mitte der T-Platte erreicht und schräg nach unten und hinten gerichtet ist; oben (auf der dem Bauch abgewendeten Seite, also eigentlich unten) ist dieser Vorsprung etwas ausgehöhlt; er erinnert sehr an ein entsprechendes Gebilde an der Epigyne der *Gnaphosen*; hinter dem abgerundeten Ende dieses Vorsprungs erkennt man auf der T-Platte 2 subparallele dunkle Linien; der Querbalken der T-Platte ist hinten fast rechtwinklig gegen die Bauchfläche zu, also nach oben umgebogen.

Diese Art wurde nur provisorisch zu *Tiso* gestellt, da ich das Aufstellen einer neuen Gattung ohne Kenntnis des Männchens nicht für ratsam halte.

Araeoncus anguineus (L. Koch).

Die Epigyne der Weibchen hat so grosse Aehnlichkeit mit derjenigen von *Diplocephalus eborodunensis* (Cambr.), dass ich die ersten weiblichen Exemplare nach flüchtiger Untersuchung zu dieser Art stellte; doch machten mich bald die bedeutendere Grösse und der abweichende Habitus stutzig; da alle diese grossen Weibchen zusammen mit Männchen des *A. anguineus* gefangen worden waren, auf feuchtem Weideboden in der Nähe schmelzenden Schnees, vergesellschaftet mit *Erigone remota* L. Koch, da sie

ferner im Aussehen mit den Männchen übereinstimmen, so ist mir die Zugehörigkeit zu *A. anguineus* nicht mehr zweifelhaft; genauere Untersuchung der Epigyne liess dann doch Unterschiede

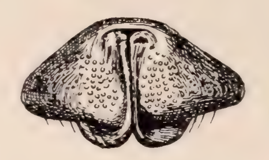


Fig. 7.
Araeoncus anguineus (L. Koch) ♀.
Epigyne.

von *D. eborodunensis* erkennen; die das Geschlechtsfeld durchschneidende Längsrinne mündet vorn in eine fast halbmondförmig gebogene Querfurche aus, die ausgedehnter ist als bei *Diplocephalus*; die beiden Plattenhälften ragen innen als breite, gerundete Lappen nach hinten vor.

Caracladus aviculus (L. Koch).

Die Abbildung, die de Lessert (7 *a*: Fig. 100, pag. 160) von der Epigyne dieser Art gibt, passt weder zu meinen Exemplaren, noch zu der Beschreibung, die Simon (14 *c*: p. 591) verfasst hat; in

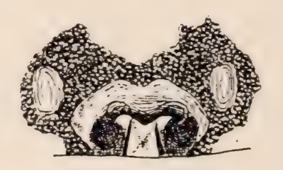


Fig. 8.
Caracladus aviculus (L. Koch) ♀.
Epigyne.

Anmerkung: Unter den ♂ fand sich ein reifes Stück ohne Augen, das statt des Stirnfortsatzes ein kleines, kugeliges Knötchen trug. (Vor der letzten Häutung ausgeheilte Verletzung ?)

dieser wird erwähnt, dass hinter dem queren Rand ein helles « Stück » sich befinde, das etwas länger als breit und fast parallelseitig sei; das stimmt mit den Epigynen meiner Exemplare vorzüglich überein, nur ist bei diesen der quere Rand nicht gerade,

sondern ragt in der Mitte stumpfwinklig nach hinten vor; jederseits scheint er den hellen Eingang eines Kanals zu überdachen, der in Hinteransicht deutlicher erkennbar ist. Die weiteren Komplikationen der Abbildung, welche die unter Alkohol getauchte Epigyne darstellt, sind beim trockenen Gebilde nicht sichtbar.

Scotynotylus alpigenus (L. Koch).

Vor Jahren habe ich (4: p. 76) Weibchen dieser Art als ? *Maso nivalis* beschrieben; seither fand ich solche mehrfach, so auch in Fiesch, wieder; meine Vermutung, dass sie einer schon bekannten Species angehören, wurde bestätigt, als es mir gelang, ein Männchen mit mehreren Weibchen an derselben Lokalität zu erbeuten, das mit diesen im Habitus gut übereinstimmte.

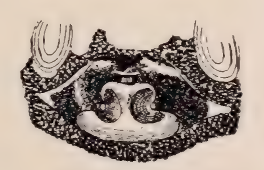


Fig. 9.
Scotynotylus alpigenus (L. Koch).
Epigyne unter Alkohol.

Die Epigyne ist eine breite, dunkle Platte mit 2 Gruben in der Mitte, die durch einen helleren Längskiel getrennt sind; dieser ist vorn und noch viel ausgedehnter hinten in einen hellen Querbalken ausgezogen; das ganze Gebilde hat also die Form eines umgestürzten T (⊥); vor ihm, in der Medianlinie überdacht eine kleine, gewölbte, schwarze Platte eine nach vorn sich öffnende Grube.

Gonatium rubens (Blackwall).

Die Exemplare aus den Alpen (Adelboden, Fiesch, Saas-Fee), die ich bis jetzt gesehen, sind wie die Eichhörnchen derselben Orte Schwärzlinge. Die Epigynen stimmen mit denjenigen norddeutscher Stücke völlig überein; die Farbe ist aber nicht hell, rotgelb, sondern die Kopfbrust ist dunkel kirschrot und der Hinterleib grauschwarz.

? *Gongylidiellum tenerum* n. sp. ?

Länge: Total $1^{mm},7$; Cephalothorax $0^{mm},7$ lang, $0^{mm},5$ breit, im Niveau der hintern Augenreihe noch $0^{mm},3$; Abdomen etwa 1^{mm} lang; Bein IV $2^{mm},2$, I $1^{mm},95$, II $1^{mm},9$, III $1^{mm},7$.

Der Cephalothorax ist ziemlich niedrig, hinter den Augen nur wenig aufgewölbt; der Richtungsunterbruch in der Mittelritzengegend ist unbedeutend, die hintere Abdachung wenig steil; der Clypeus ist unter den Augen kaum ausgehöhlt, springt aber nach unten ganz schwach vor; von oben betrachtet erscheint die Kopfbrust relativ schmal, nach vorn nur wenig verschmälert. Die Kopffurchen sind deutlich, breit und ziemlich tief, andere Seitenfurchen sehe ich keine; in der obern Hälfte der hintern Abdachung findet sich ein gut bemerkbarer, breiter, rundlicher Eindruck. Die Kopfoberseite ist glänzend, nur undeutlich reticuliert; dagegen wird die Netzskulptur gegen die Seitenränder sehr ausgeprägt, dicht und fast rauh. Die Farbe der Kopfbrust ist ein ziemlich helles aber trübes, russiges Lehmbraun; der Seitenrand ist ziemlich breit schwarz; feine, dunkle, mehr oder weniger undeutliche Radiärlinien ziehen sich über die Seiten; am Hinterkopf findet sich der öfters vorkommende dunkle Wappenfleck, der nach vorn 3 feine Linien in die Augengegend, nach hinten eine solche über die Mittelritze entsendet; der Raum hinter den Augen, der seitlich begrenzt wird von den nach aussen convexen Linien, die den Wappenfleck mit der Seitenaugengegend verbinden, hat die hellste und reinste Farbe am Cephalothorax; in diesen hellen Raum hinein erstrecken sich von den hintern Mittelaugen aus 2 kurze, dunkle Striche. Die Augenarea ist verdunkelt; über die Mitte des Clypeus senkt sich eine dunkle Binde von den Mittelaugen bis zum Unterrand.

Die hintere Augenreihe ist gerade (wenn man sie etwas zu viel von vorn oder von hinten betrachtet, erscheint sie pro- oder recurv); ihre Augen sind subegal; das Intervall der mittleren ist etwa gleich einem Augendurchmesser; der Abstand von den seitlichen ist etwas kleiner; auch die vordere Augenreihe ist gerade; die Mittelaugen sind kleiner als die seitlichen; ihr Zwischenraum ist nur etwa so gross als ihr Radius, ihr Abstand von den seitlichen ist wohl grösser, doch kaum so gross als ein Mittelaugendurchmesser.

Das Trapez der Mittelaugen ist kaum so hoch als hinten breit, der Clypeus ist etwas höher, die Mandibeln sind noch länger als

Clypeus und Augenarea zusammen, mehr rötlich angehaucht als die Kopfbrust; der Oberrand der Klauenfurche hat 5 Zähne, deren kleinstes, basales etwas isoliert steht; die 5 Zähnchen des Falzunterrandes sind nur kleine Körnchen. Das Sternum ist glatt und glänzend, reiner und dunkler braun.

Beine: Der Metatars IV ist deutlich länger als der entsprechende Tars; an den 3 vordern Beinpaaren sind diese Glieder annähernd gleich lang. Die Tibien sind länger als die Metatarsen, ausgenommen an Bein III. Die dorsalen Stachelborsten an Patellen und Tibien sind länger als die Breite der entsprechenden Glieder und fein

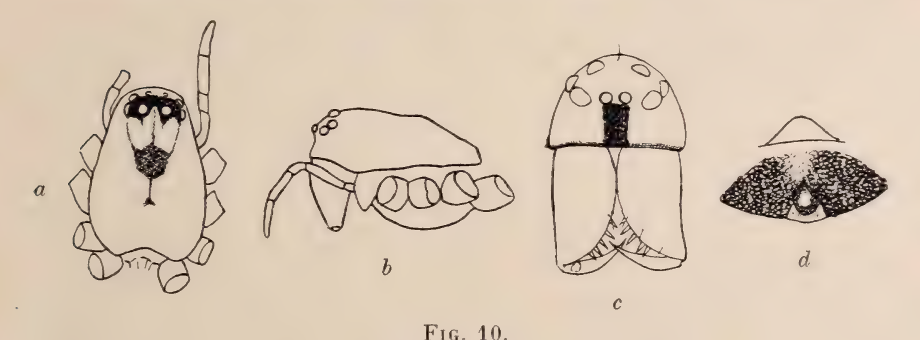


Fig. 10.

? *Gongylidiellum tenerum* n. sp. ? ♀.

a = Cephalothorax von oben; *b* = von der Seite; *c* = von vorn; *d* = Epigyne.

zugespitzt. Hörhaare fehlen an Metatars IV, sind aber an den 3 vordern Metatarsen vorhanden und stehen etwas jenseits (distal) der Mitte. An den Klauen des 1. Paares erkenne ich keine Kammzähne. Die Unterseite der Hüften ist charakteristisch gezeichnet; die basale Hälfte ist ziemlich rein und hell lehmfarben, die distale schwärzlich, russig; ein dunkler Längsstrich, der von letzterer ausgeht, teilt erstere in 2 ovale helle Flecke. Die Beine sind ähnlich lehmgrau wie die Kopfbrust; die Femora, Tibien und Metatarsen haben ±, ausgenommen an den Enden, einen orangefarbenen Anflug; an den Patellen und Tarsen fehlt dieser.

Das Abdomen ist heller oder dunkler grau; unter Alkohol sind Spuren feiner, weisser Winkelflecke sichtbar.

Das breite, dunkle Geschlechtsfeld hat augenförmigen Umriss; die Oberfläche ist querrissig, mit Haargrübchen bestreut; hinten in der Mitte ist eine etwas hellere und schwach erhabene, glänzend

glatte Partie; diese ist jederseits von einem rundlichen Grübchen und hinten von einem bogenförmigen Riss begrenzt, der vorn seitlich in die erwähnten Grübchen ausmündet; dieser Riss bildet die vordere Grenze eines hellen, weisslich lehmfarbenen Feldchens von trapezförmigem Umriss, dessen längere Parallele der Bauchfalte anliegt.

Auch diese Art wurde nur provisorisch zu *Gongylidiellum* gestellt; da sie nicht selten ist, auch bei Fiesch habe ich sie gefunden, gehört sie möglicherweise zu einer schon bekannten Species.

Hilaira rudis (Cambridge) und *Hilaira montigena* (L. Koch).

Reimoser (8: p. 77) zitiert diese beiden Namen als Synonyme; ob das wirklich zutrifft, kann wohl nur durch Vergleich der Typen entschieden werden. Sicher ist, dass in unsern Alpengegenden zwei äusserst nahe stehende Arten vorkommen, deren eine, von mir als *H. rudis* (Cb.) bezeichnet, den Waldgürtel, die andere, *H. montigena* (L. K.), die höhern Alpweiden bis über die Schneegrenze bevölkert. Ich habe früher (11: p. 95, Taf. VII, Fig. 7-8) die Epigynen der Weibchen verglichen. Während mir von der hochalpinen Species mehrere Männchen zur Verfügung standen, ist es mir erst diesmal gelungen, ein solches der Waldgürtelform zu erbeuten. Ein Vergleich der männlichen Palpen zeigt, dass beide Arten zwar sehr nahe verwandt, aber durchaus nicht identisch sind. In der Aussenansicht ist die Tibia, namentlich ihre obere Apophyse, bei *H. montigena* etwas plumper und am Ende stärker nach vorn gebogen; das distale obere Ende, d. h. das Ende des aufsteigenden Astes des Paracymbiums ist bei dieser Art viel ausgeprägter hammerförmig. Die Bulben sind durch schräge Furchen in mehrere Partien geteilt; bei *H. montigena* ist die basale Partie verhältnismässig grösser als bei *H. rudis*. Ueber das distale Ende des Bulbs ragen 3 Apophysen vor; die oberste derselben ist der Konduktor des Stylums; er ist muschelförmig, nach innen, d. h. gegen die Höhlung der Lamina tarsalis gebogen; an der Basis ist er schwarz und längsgefältelt, an der dem distalen Bulbende zugewendeten Ecke ist er in einen hellen, schwach verhornten Fortsatz ausgezogen, welcher die äusserste Spitze des Stylums schützt. Die beiden andern, schwarzen Endapophysen stehen auf gemeinsamer Basis; die grössere, mittlere dient dem häutigen Konduktorende als Stütze; bei *H. montigena* sind diese beiden Apophysen kleiner,

kürzer, an Länge wenig verschieden; bei *H. rudis* überragt die mittlere die untere viel stärker; beide sind grösser als bei *H. montigena* und durch eine tiefere Bucht von einander getrennt, auch ist die untere schlanker und zierlicher gebogen als bei letzterer Art. Das Stylum ist wenig sichtbar, weil es der Höhlung der Lamina

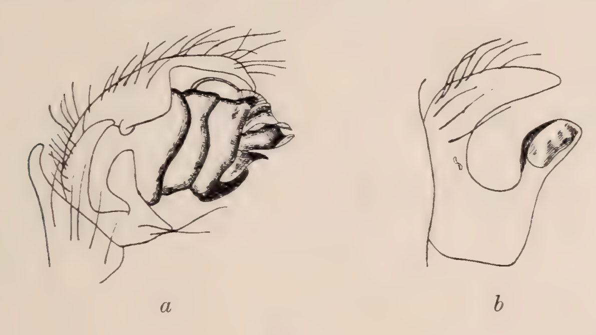


Fig. 11.
Hilaira rudis (Cambridge) ♂
a = r. Bulb von aussen; *b* = Paracymbium.

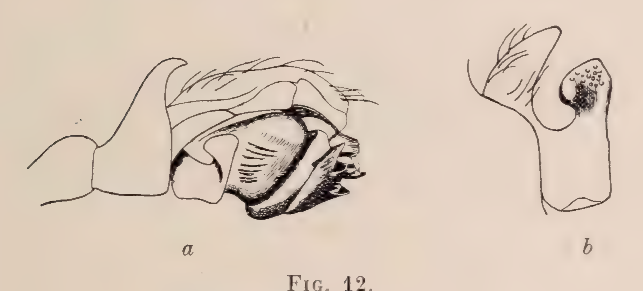


Fig. 12.
Hilaira montigena (L. Koch) ♂
a = r. Bulb von aussen; *b* = Paracymbium.

tarsalis entlang läuft; es entspringt in einer Bucht der Unterseite des Bulbendes und ist bei *H. montigena* stärker als bei *H. rudis*; genannte Bucht wird grösstenteils von einem Fortsatz der Basisplatte beider Endapophysen umrandet.

Wie die Epigyne so stimmt auch der Palp meiner *H. rudis* (Cb.) recht gut mit der von Chyzer und Kulczynski (2 *b*: Taf. III, Fig. 17 *b*) gegebenen Abbildung überein; Kulczynski nennt die Form erst (2 *b*: p. 77) *Oreoneta nigra* (Cambridge), später (2 *c*: p. 323) *Hilaira rudis* (Cambridge). Die von Simon (14 *c*: p. 369)

Porrhomma montigena (L. Koch) bezeichnete Species dürfte wohl mit meiner *Hilaira montigena* (L. K.) übereinstimmen; dafür spricht die plumpe Tibia des Palps, die ausgedehnte Basalplatte des Bulbus und nicht zuletzt der Fundort: « hautes prairies des environs de Zermatt ». Welche der beiden Formen der KOCH'schen Originalbeschreibung zu Grunde gelegen, kann ich nicht entscheiden, da mir weder diese noch das Typusexemplar zur Verfügung steht.

Syedra gracilis (Menge).

Da *Syedra ophthalmica* Simon in Bourg-Saint-Pierre (Wallis) gefunden worden ist (14 *c*: p. 455), glaubte ich erst, mein Exemplar zu dieser Art stellen zu müssen; die Epigyne stimmt aber mit der *l. c.* gegebenen Figur 239 nicht recht überein, passt dagegen vorzüglich zu *S. gracilis* (Menge) (2 *b*: Taf. III, Fig. 29 *a*). Sollte etwa die erstere Bezeichnung ein Synonym der letztern sein ?

Lepthyphantes cornutus n. sp. ?

Totallänge des ♂ nur 1^{mm},4; Cephalothorax 0^{mm},6 lang und fast ebenso breit, nach vorn rasch und stark verschmälert, so dass der Kopfteil sowohl durch Kürze als durch sehr geringe Breite auffällt; die Kopffurchen sind breit aber nicht sehr tief. Im Profil erscheint die hintere Abdachung ziemlich steil; die Oberfläche vor derselben ist mit Einschluss der Kopfpartie fast völlig horizontal; unmittelbar hinter den hintern Mittelaugen erhebt sich in der Medianlinie eine kräftige Borste; diese ist mindestens so stark als die wohl entwickelten Beinstacheln, aber eher länger und überall gleich dick bis kurz vor dem Ende; letzteres ist fein zugespitzt; die Borste ist auf einer niedrigen Erhabenheit eingepflanzt, schräg nach vorn gerichtet und nach unten gebogen; sie überragt vorn das Kopfende.

Die Farbe der Kopfbrust ist ein trübes, schwärzlich angehauchtes Lehmgrau; etwas ausgeprägter schwärzlich sind die Seitenränder, zwei feine Radiärlinien jederseits und die oft vorkommende Wappenzeichnung am Hinterkopf mit den drei Ausstrahlungen nach der Augengegend, ferner die Ringe um die Augen, wovon die um die hintern Mittelaugen zwei kurze aber ziemlich breite Striche nach hinten aussenden.

Die hintere Augenreihe ist etwas recurv; der Zwischenraum ihrer Mittelaugen ist etwas kleiner als ihr Durchmesser, aber grösser als ihr Radius; die Seitenaugen sind kleiner; auch ihr Abstand von

den Mittelaugen ist geringer. Die vordere Augenreihe ist annähernd gerade (je nach der Betrachtungsrichtung auch leicht recurv); die vordern Mittelaugen sind kleiner als die seitlichen; der Zwischenraum der mittleren ist gleich ihrem Durchmesser, der Abstand von den Seitenaugen noch etwas grösser. Das Trapez der Mittelaugen ist etwas kürzer als hinten breit, ungefähr so hoch als der Clypeus; dieser ist wie gewöhnlich etwas ausgehöhlt.

Die Beine sind fast weiss; die Bestachelung ist teilweise kräftig; auf der obern vordern Kante von Femur I steht ein Stachel auf $^3/_4$ der Länge. Die Patellen tragen auf der Oberseite 1, die Tibien 1-1 und die Metatarsen 1 Stachel.

Das Sternum ist dunkel, der Hinterleib schwärzlich grau. Palpen: Femur, Patella und Tibia sind auffallend kurz; vor dem distalen Ende der Oberseite trägt die Patella eine kräftige, etwas gekrümmte, fein zugespitzte Stachelborste. Der Tarsus als Ganzes ist gross, rundlich; in eingebogenem Zustand der Palpen bedecken die Tarsen, die die Aussenseite der rötlich braunen Bulben etwas

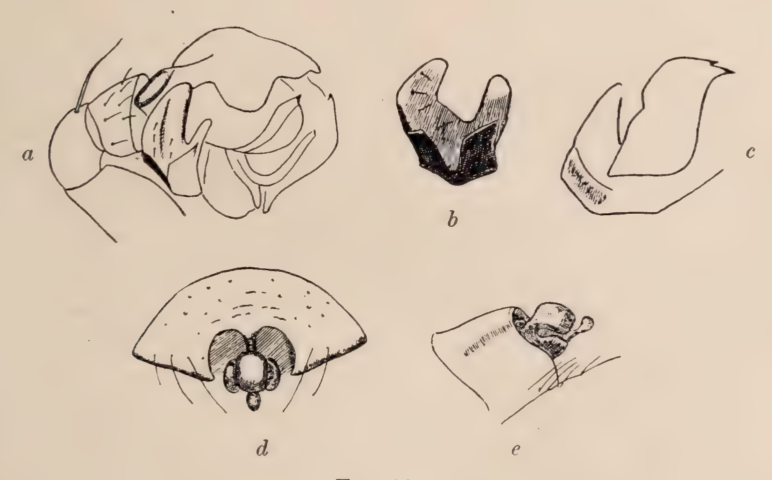


FIG. 13.

Lephthyphantes cornutus n. sp.

a = R. Palp des ♂ von aussen; *b* = Paracymbium; *c* = Lamella characteristica; *d* = Epigyne des ♀ von unten; *e* = von der Seite.

nach vorn kehren, wie zwei Schilde die Mundgegend. Die Lamina tarsalis zeigt an der Basis nahe der Aussenseite ein längliches, nicht allzuhohes Tuberkel, dessen abgerundete obere Kante längs-

gerichtet ist. Etwa in der Mitte springt der Aussenrand der Lamina als breiter, abgerundeter Lappen vor. Das Paracymbium ist plump, durch aufgesetzte Leisten muschelförmig; die tieferliegende Fläche des basalen, absteigenden Astes trägt eine Anzahl kurzer Börstchen. Die Lamella charakteristica ist ziemlich gross und relativ breit; sie hat annähernd den Umriss eines schiefwinkligen Parallelogramms, dessen stumpfe Ecken abgerundet sind, während die distale spitze Ecke in der Richtung der kürzern Seite in zwei Dornen ausgezogen ist, wovon der untere, längere die eigentliche Spitze bildet.

♀: Totallänge 1^{mm},5; Cephalothorax 0^{mm},7 lang, fast 0^{mm},6 breit.

Der Kopf ist etwas weniger schmal als beim ♂, aber auch sehr kurz; die Kopffurchen sind breit aber nicht sehr tief. Die Profillinie der Kopfbrust verläuft ähnlich wie beim ♂; sie ist vor der steilen hintern Abdachung fast horizontal, d. h. schwach gewölbt, einmal hinter den Augen, dann vor der Abdachung, etwas eingesattelt zwischen diesen Wölbungen am Ende der Kopfpartie. Die Farbe des Cephalothorax ist heller als beim ♂, bei den meisten Exemplaren ziemlich rein helllehmfarben; die Radiärlinien fehlen, ebenso die Wappenzeichnung; dagegen hebt sich der ziemlich breite schwarze Seitenrand stärker von der hellen Grundfarbe ab.

Die hintere Augenreihe ist ziemlich gerade (bei schräger Betrachtung etwas recurv); die Seitenaugen sind kaum kleiner als die mittleren; die drei Abstände sind subegal, etwas grösser als der Radius aber deutlich kleiner als der Durchmesser. Die vordere Augenreihe ist annähernd gerade; ihre Mittelaugen sind auch kleiner als die seitlichen, doch ist der Unterschied geringer als beim ♂; der Zwischenraum der mittleren ist kaum grösser als der Radius, der Abstand von den seitlichen etwas grösser. Das Mittelaugenviereck scheint etwa so lang wie hinten breit und wie der Clypeus hoch zu sein; letzterer ist kräftig ausgehöhlt.

Die Beine sind wie beim ♂ bestachelt; die Farbe ist aber bei den meisten Exemplaren deutlich lehmfarben, zuweilen sogar mit gelblichem Anflug; an den Gelenkenden der Hüften, Femora und Tibien bilden schmale, schwarze Ränder ± deutliche, feine Ringe. Sternum und Bauch sind schwärzlich; der Hinterleibsrücken zeigt diesen Farbton nur bei eingeschrumpften Exemplaren; bei besser conservierten ist die Oberseite graulich lehmfarben.

Epigyne: Die Grundplatte ist etwas über den Bauch erhaben, fein querrunzlig und mit Haargrübchen besät; der Einschnitt hinten ist fast mehr als halbkreisförmig; von der Mitte seines Vorderrandes senkt sich der Stiel des Clavus etwas hinunter; er ist lang und schmal genug, dass die vordere Partie des Einschnittes durch ihn in zwei rundliche Gruben zerteilt wird, die etwas an diejenigen des *Lephthyphantes cristatus* (Menge) erinnern; die an den Stiel anschliessende Platte des Clavus hat ± länglich rechteckigen Umriss mit abgerundeten Ecken; sie ist oben gewölbt ohne Spur eines Eindrucks, hat auch hinten keinen Einschnitt. Das Knöpfchen hinter dem Clavus ist relativ gross; die Seitenpartien des Clavus sind etwa so lang als dessen obere Platte und liegen dieser mehr oder weniger dicht an, aber in tieferem Niveau.

Es ist nicht ganz sicher, ob obige beiden Geschlechter wirklich zusammen gehören; die geringe Grösse spricht dafür, einige Unterschiede in den Vorderaugen sowie in der Färbung des Cephalothorax dagegen.

Xysticus gallicus Simon.

Das Weibchen aus dem Saas-Tal steht hinsichtlich Bau des Geschlechtsfeldes zwischen *X. gallicus* Sim. und *X. kochi* Thor.; die Grube ist etwas grösser als bei ersterem und der Kiel senkt sich etwas gegen den Grund der Epigyne, doch nicht so abrupt wie bei *X. kochi.*

Philodromus corticinus (C. L. Koch). ♂.

Der Cephalothorax ist womöglich noch flacher als beim Weibchen, in der Region der langen, wohlentwickelten Mittelritze sogar etwas eingesenkt; noch mehr als bei *Philodromus fuscomarginatus* (de Geer) erinnert er in dieser Hinsicht an denjenigen von *Coriarachne depressa* (C. L. Koch).

Die hintere Augenreihe ist recurv; ihre Mittelaugen sind klein und weit getrennt; der Zwischenraum ist fast viermal so gross als ein Durchmesser, der Abstand von den Seitenaugen etwa das dreifache. Die hintern Seitenaugen sind mindestens doppelt so breit als die mittleren. Die vordere Augenreihe ist viel schmaler als die hintere und stärker recurv; alle 4 Mittelaugen sind annähernd gleich gross, kleiner als die vordern Seitenaugen, die ihrerseits wieder von den hintern übertroffen werden. Der Zwischenraum

der vordern Mittelaugen ist etwa so gross als ihr Durchmesser, der Abstand von den vordern Seitenaugen nur die Hälfte. Die hintern Mittelaugen stehen den entsprechenden Seitenaugen etwas näher als den vordern; der Abstand der vordern Mittelaugen von den hintern ist etwa so gross als der der letztern unter sich.

An der Unterseite von Tibia I sind 7 Stachelpaare, deren letztes nicht ganz am distalen Ende steht.

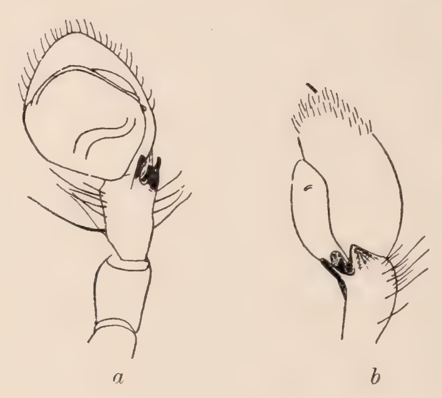


Fig. 14.
Philodromus corticinus (C. L. Koch) ♂.
a = L. Palp von unten; *b* = von der Seite.

Palp: Die Tibia hat aussen am distalen Ende 3 Apophysen; die oberste äussere ist eine breit dreieckige, dem Bulb anliegende, hellgraue Platte; die untere ist hellbraun, längsgerichtet, schmal, am Ende abgestumpft; die intermediäre ist schwarz, dünn, schräg abwärts schauend und an der Basis mit einem vorwärts gerichteten scharfen Zähnchen versehen. Der Bulb ist im Umriss trapezoidal, ziemlich gewölbt; das Stylum entspringt nahe dem distalen Ende der Innenseite und liegt dem Endrand des Bulbs dicht an; etwa in der Mitte des Aussenrandes des Bulbus ist eine schwarze, gekrümmte, sehr kleine Apophyse zu erkennen.

Färbung: An Kopfbrust und Beinen stimmt dieselbe mit derjenigen des Weibchens überein; am Hinterleibsrücken dagegen dominiert die schwarze Grundfarbe; auf seiner Vorderhälfte stehen 2 Paar grosser, weisser Längsflecke hinter einander; die ersten beginnen am quer gestutzten Vorderrand und sind unter sich parallel; die zweiten weichen nach hinten ganz schwach auseinan-

der; sie überschreiten etwas die Mitte des Abdomens; ihnen folgt unmittelbar eine mediane Reihe feiner Winkelstriche, aus ± verschmolzenen Punkten gebildet; ähnliche runde, weisse Punkte verschiedener Grösse sind ziemlich dicht über die Seitenpartien des Hinterleibsrückens ausgesät.

Zora nigrimana n. sp. oder var. von *Zora manicata* Simon.

Länge: Total 3mm,3 bis ca. 4mm, Cephalothorax 1mm,5; Bein IV 6mm.

Die Kopfbrust ist wie bei andern *Zora*-Arten stark nach vorn verengt, mit schmaler Kopfpartie; sie ist niedrig, und vor der kurzen, steilen hintern Abdachung senkt sie sich unmerklich gegen die Augen hin. Der Clypeus ist niedriger als ein Augendurchmesser. Beide Augenreihen sind fast gleich breit; die vordere erscheint in der Vorderansicht gerade, von oben betrachtet aber convex gebogen; ihre Mittelaugen sind um eine Spur grösser als die seitlichen; alle 4 Vorderaugen berühren sich beinahe. Die hintern Augen bilden das für die Gattung charakteristische Trapez, dessen Schrägseiten steiler gestellt sind als bei *Z. spinimana*, auch ist bei letzterer die Breite im Verhältnis zur Länge bedeutender; der Zwischenraum der hintern Mittelaugen ist kaum so gross als ein Augendurchmesser, der Abstand von den hintern Seitenaugen etwa das anderthalbfache; der Zwischenraum der hintern Seitenaugen ist eher grösser als die ganze Breite beider hinterer Mittelaugen inklusive deren Zwischenraum.

Die Grundfarbe der Kopfbrust ist sehr hell, weisslich oder gelblich lehmfarben; eine dunkle Randbinde fehlt; an ihrer Stelle finden sich jederseits vier tiefschwarze, kleine, längliche Fleckchen direkt am Seitenrand, jeweilen über den Hüften; in den Zwischenräumen derselben finden sich noch kleinere, hellgraue, die also mit jenen abwechseln und bei einem Exemplar kaum sichtbar sind. Die zwei dunkeln Rückenbinden sind bei zwei Stücken schmaler, bei einem etwa eben so breit als die hellen Partien (mittlere und seitliche); die dunkle Färbung ist ein ± schwaches Grau; schwärzliche Schatten oder feinere oder stärkere schwarze Keilstriche durchschneiden die grauen Binden in radiärer Richtung (Centrum: Mittelritze!), treten aber nicht über die Bindenränder hinaus, so dass diese kaum inegal erscheinen; am ausgeprägtesten, tief schwarz und ziemlich breit sind 1-2 dieser Keilflecke etwas vor dem Hinterende der

Binden; beim dunkelsten Exemplar sind sie sogar zu einem schwarzen Längsfleck verschmolzen, der hier die ganze Breite der Binden ausfüllt; ähnlich sind bei diesem Stück die Binden gegen die Augen verdunkelt; letztere sind von schwarzen Ringen umgeben; die Ringe um die vordern Seitenaugen bleiben getrennt; die übrigen sind ± verschmolzen, doch bleibt zwischen den 4 Mittelaugen ein helles Fleckchen; der Clypeus ist unter den Vorderaugen hellgrau; eine graue Längsbinde an der Vorderseite jeder Mandibel ist ±

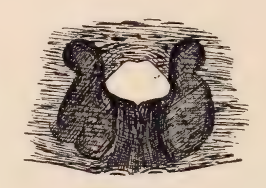


FIG. 15.
Zora nigrimana n. sp. ♀.
a = Epigyne unter Alkohol.

dunkel. Die Maxillen sind lehmfarben, nur der Innenrand, vielleicht nur dessen Beborstung ist dunkel; die Lippe ist grauschwarz. Die Hüften und das Sternum sind lehmfarben; letzteres ist sehr hell; an jedem Seitenrand liegen 3 schwarze oder graue Fleckchen bei den Hüften; ausserdem findet sich ein feines Doppelstrichchen am Hinterende; bei zwei Exemplaren ist noch ein schwarzer Punkt auf der Scheibenmitte vorhanden. Der Bauch, wie auch der übrige Hinterleib ist auf hell lehmfarbenem Grund ± dicht tiefschwarz gesprenkelt; die grösseren Flecken haben unregelmässigen Umriss; zwischen sie sind viel kleinere eingestreut. Die Sprenkelung ist am dichtesten an den Hinterleibsseiten; längs der Rückenmitte stehen die Flecke vorn in doppelter, hinten in einfacher Reihe, umschreiben somit die Andeutung eines Lanzenflecks, dessen Farbton aber mit der Grundfarbe übereinstimmt.

Die Unterseite von Tibia I trägt 6 Paare langer Stacheln, die des Metatarsus deren 2; das erste ist nahe der Basis, das zweite etwa in der Mitte eingepflanzt; die basalen erreichen beinahe das Ende des Gliedes, die medialen überragen es. Die Femora und Tarsen aller Beine sind hell; an Bein I und II sind die Metatarsen tiefschwarz, ebenso die distalen Partien der Tibien; gegen die Basis

hellt sich die Farbe der letztern ganz wenig auf; merklicher wird die Aufhellung an den Patellen; an Bein III und IV sind die entsprechenden Glieder nur noch ± gebräunt, bei einem Exemplar nur noch die Metatarsen ganz schwach (an B. IV; III fehlt !).

Epigyne: Die unter Alkohol besonders deutlichen hellbraunen Partien (Samentaschen und -gänge) bilden ein nach vorn offenes Hufeisen, dessen Arme eine tiefe, trapezförmige, helle Grube umfassen; die nach hinten divergierenden Seitenränder der letztern sind scharf, der schmale Vorderrand etwas weniger; ein Hinterrand fehlt, da sich die Grube in einer breiten aber seichten Längsrinne bis zur Bauchspalte fortsetzt.

Die Art steht der *Zora manicata* Simon wohl sehr nahe (Vergl. 14 *b*: p. 318; 2 *c*: p. 249), aber der Brustrand hat an Stelle einer Randbinde nur einige dunkle Fleckchen, und an den Beinen sind die Metatarsen am dunkelsten, nicht die Tibien.

Coelotes pickardi Cambridge.

Ein Hinweis auf die weitgehende Uebereinstimmung der nachfolgenden Figuren 16 *a*, *b* und *c* mit den von Kulczynski gegebenen (6: Taf. XV, Fig. 35, 50 und 61) dürfte eine nochmalige Beschreibung des Männchens überflüssig machen. Cambridge hat, wie es scheint, den genauen Fundort nicht gekannt; dass sein Material gerade aus Saas-Fee stamme, kann nicht behauptet werden, da über die Verbreitung nach der Zermatter Seite hin nichts bekannt ist.

Das Weibchen ist noch nicht beschrieben; da das Aussehen wenig von dem der verwandten Arten abweicht, genügen einige Angaben über Augenstellung und Epigyne.

Die 34 untersuchten Weibchen sind recht klein; von 17 Stücken beträgt die Körperlänge 10^{mm}, eines erreicht 13^{mm}, zwei nur 9^{mm}; die übrigen verteilen sich auf die Zwischenwerte. Die Männchen sind noch kleiner (7^{mm}–9^{mm}).

Die vordere Augenreihe ist procurv; auch die obere Tangente der Vorderaugen ist dies in sehr geringem Grade. Die querovalen Seitenaugen sind mehr als doppelt so breit als die mittleren; die 3 Zwischenräume sind ungefähr gleich dem Durchmesser der vordern Mittelaugen. Auch die hintere, breitere Augenreihe ist procurv; ihre Mittelaugen sind etwas grösser als die vordern; das Verhältnis der Durchmesser ist ungefähr 3 : 2. Der Zwischenraum der hintern

Mittelaugen ist etwa gleich ihrem Durchmesser, der Abstand von den seitlichen das anderthalbfache.

Die Epigyne ist sehr variabel, einmal punkto Grösse; doch sind Exemplare mit grösserer Epigyne spärlich. Bei den meisten Stücken ist die scharfe Kante des Grubenvorderrandes in der Mitte unterbrochen; die Vorderrandfläche senkt sich als schmales Verbindungsstück ± steil zur Platte hinunter, um mit dieser zu verschmelzen;

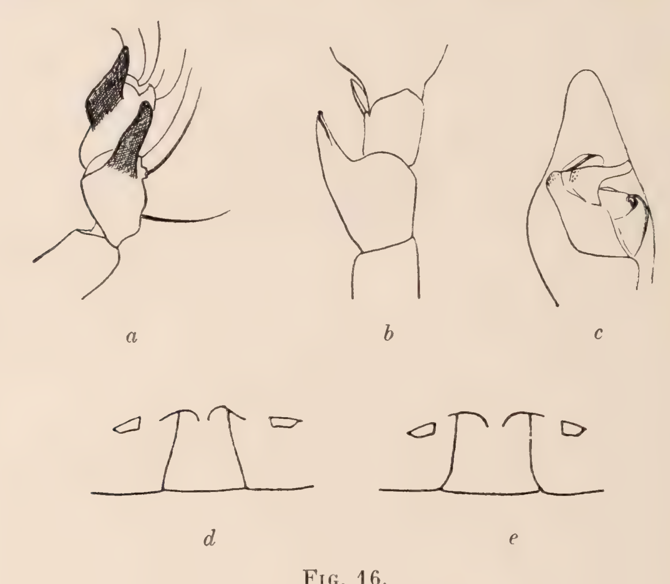


Fig. 16.

Coelotes pickardi Cambridge.

♂: *a* = Tibia + Patella des l. Palps von aussen; *b* = von oben; *c* = Bulb von unten. — ♀: *d* und *e* = Epigynen.

nur bei 2 Exemplaren ist diese Verbindung so steil, dass der Grubenvorderrand bei senkrechter Betrachtung ununterbrochen scheint; solche Stücke sind vielleicht Uebergänge zu dem äusserst nahe verwandten *Coelotes pastor* Simon. Bei allen Exemplaren liegt die vordere Partie der Epigynenplatte beträchtlich tiefer als die Grubenränder. Nur bei zwei Stücken ist die Platte rechteckig; bei 18 Exemplaren divergieren die Seitenränder zum Teil recht beträchtlich nach hinten, schon vom Vorderrand an (Fig.16 *d*); bei zwölfen zeigt sich dieses Auseinanderweichen erst in der hintern Hälfte ± nahe vor dem Hinterrande; vorn sind dann die Platten-

ränder parallel (Fig. 16 *e*). Die Länge der Platte ist sehr variabel; sie kann grösser, gleich oder kleiner als die Breite sein; im erstern Fall ist die Platte vorn oft sehr schmal; bei dem Exemplar von Fig. 16 *d* beträgt sie vorn nur $0^{mm},2$, hinten $0^{mm},35$ bei $0^{mm},35$ Länge; bei demjenigen von Fig. 16 *e* vorn $0^{mm},36$, hinten $0^{mm},4$ bei $0^{mm},36$ Länge.

Wie bei *Coelotes pastor* Simon sind die Seitenzähne nur wenig hinter dem Niveau des Grubenvorderrandes eingefügt.

Tarentula renidens (Simon).

Das Weibchen ist noch nicht beschrieben; einige Angaben über dasselbe, namentlich auch eine Zeichnung der Epigyne also angebracht.

Dimensionen: Körper $7^{mm},5$, Cephalothorax ohne Mandibeln $3^{mm},5$, Patella + Tibia I $2^{mm},6$, Tibia allein $1^{mm},6$; Metatars $1^{mm},5$; Tars $1^{mm},1$. Patella + Tibia IV 3^{mm}, Tibia allein 2^{mm}; Metatars $2^{mm},5$; Tars $1^{mm},5$.

Die Tibia I hat unten 3 Stachelpaare, eines nahe der Basis, eines medial, ein drittes, kürzeres am distalen Ende; an der Vorder- (Innen-) seite steht 1-1 Stachel; der basale und mediale der vordern, untern Reihe und der distale der Vorderseite stehen in einer schräg ansteigenden Reihe; die Aussen- sowohl als die Rückenseite von Tibia I ist wehrlos. Das distale Ende von Metatars I hat unten 1, innen 2 und aussen 1 (beim ♂ 2) Stacheln; ausser diesen stehen am Glied unten 2-2, innen 1-1. Der Tarsus hat oben nur kurze, wie geschorene Haare, die nur überragt werden von einigen senkrecht abstehenden, feinen Hörhaaren, deren distales das längste ist. Die beiden dorsalen Stacheln von Tibia III und IV sind beide kurz, kräftig und kurz zugespitzt, keiner ist fadenförmig verlängert. Der hintere Falzrand der Mandibeln hat 3 Zähne.

Der Cephalothorax ist nach vorn wenig verschmälert, der Kopf breit und deutlich abgegrenzt; letzterer ist von der hintern Abdachung bis zu den Augen schwach gewölbt; von da an wird die Krümmung merklicher, d. h. die Oberfläche senkt sich immer stärker bis zu den Augen der zweiten Reihe (hintern Mittelaugen). In der Vorderansicht ist der Kopfumriss kuppelförmig, da die Grenzlinien erst bogenförmig nach unten divergieren und kurz ob dem Unterrand wieder etwas einbiegen. Das Hinteraugenviereck ist nicht viel mehr als halb so breit als der Kopf. Die vordere

Augenreihe ist kaum procurv; die Mittelaugen sehe ich auch beim Männchen nicht kleiner als die seitlichen; das Intervall der erstern ist gleich, der Abstand von den letztern etwas kleiner als ein Vorderaugendurchmesser.

Im angefeuchteten Zustand ist die Farbe der Kopfbrust lebhaft braun, welche Färbung vorn einen abgerundet dreieckigen Zipfel in die sonst schwarze Augengegend hinein sendet. Durch die Kopffurchen, richtiger um die Ränder der Kopfpartie zieht sich



FIG. 17.
Tarentula renidens (Simon) ♀.
Epigyne.

eine parabolische, schwarze Binde, die von der Spitze der Mittelritze bis zu den vordern Aussenecken reicht; hinten ist dieselbe schmal und verschwommen, weiter vorn besteht sie aus ca. 3 ± getrennten, breiten Flecken, deren längster die dunkle Seite der vordern Kopfpartie ist; schwächer angedeutet sind zwei dunkle Radiärlinien jederseits, sehr ausgeprägt und tiefschwarz ein Paar grosser, dreieckiger Flecke auf der hintern Abdachung; von der Basis bis etwa zur Mitte ihrer Länge sind diese Flecke verschmolzen; die 2 freien Spitzen erreichen vorn das Niveau des hintern Endes der Mittelritze. Die senkrechten Wände des Hinterleibs, vorn und an den Seiten, sind grösstenteils schwarz; der Rücken endet vorn in einem breiten, braungelben Fleck; nach hinten läuft dieser in drei blattartige, etwas grauere Binden aus, wodurch eine Dreizack- oder besser Tulpenfigur entsteht, deren Ränder schwarz ausgezogen sind; hinter dieser Figur, die nicht ganz die Mitte des Rückens erreicht, ist dessen Grundfarbe dunkler, rotbraun und durchschnitten von mindestens 4 flachen Winkelflecken; diese bestehen aus feinen, weissen, schwarz umrandeten Strichen, die nach aussen auf grössere, weissbehaarte Punkte hinzielen, von welchen also ca. 4 Paare auf der Hinterhälfte des Rückens stehen. Die anliegende Behaarung der Kopfbrust ist auf den hellen Partien hellgelb, wodurch der Eindruck einer sehr hellen Mittelbinde hervorgerufen wird; von gleicher Nuance und sehr dicht ist die Behaarung der

Tulpenzeichnung; der Rest des Abdomens hat, entsprechend der verschiedenartigen Tegumentfarbe, weisse, gelbe und schwarze Haare gemischt. Die Femora aller Beine, am dunkelsten die des ersten Paares, sind schwärzlich, die übrigen Glieder ± hell lehmfarben.

Epigyne: Eine nach hinten breiter werdende Platte ist jederseits von einer schwach erhabenen Callosität flankiert; diese Erhabenheiten sind grösstenteils dunkel, glänzend und nur an einer beschränkten Stelle aufgehellt, wodurch eine entfernte Aehnlichkeit mit den Epigynen von *Tarentula miniata* (C. L. Koch) und *nemoralis* (Westr.) zu Stande kommt; aber diese Aufhellungen sind kaum häutig, nicht scharf umgrenzt, auch nicht tiefer gelegen als der Rest der Erhabenheiten.

Lycosa blanda C. L. Koch.

Diese Art ist bei weitem die gemeinste Wolfspinne der Gegend; von der Talsohle bis zu den Alpweiden, sogar bei den von Torfmoos und Sumpfpflanzen umgebenen Tümpeln der Rundhöcker ist sie in Menge zu treffen. Unter den mitgenommenen Proben fand sich ein monströses Exemplar, das zwar in Gestalt und Farbe den andern gleicht, aber eine abweichend gebaute Epigyne besitzt; da deren



Fig. 18.
Lycosa blanda, C. L. Koch; monströses ♀.
Epigyne.

Deformation durchaus symetrisch ist, vermutete ich erst, eine neue Art vor mir zu haben. Die vordere Hälfte der Epigynenplatte stimmt ziemlich mit der typischen Form überein, hat auch denselben Längseindruck; die vorstehenden Hinterecken derselben sind aber abhanden gekommen, vielleicht nicht genügend verhornt und eingesunken; an ihrer Stelle findet sich jederseits eine tiefere, dunkle Partie mit aufliegendem, schief nach hinten gerichtetem Wulst.

Lycosa schenkeli de Lessert.

Dahl (3: p. 428) stellt *Lyc. schenkeli* zu *L. calida* Blackwall; meines Erachtens hat de Lessert (7 *a*: p. 534) vollkommen recht, wenn er letztere Art als ein Synonym von *Lyc. bifasciata* C. L. K. auffasst. Blackwalls Beschreibung passt Wort für Wort auf die heller gefärbten Männchen beider Arten, *L. bifasciata* und *L. schenkeli*, die sich eben in der Färbung so gut wie gar nicht unterscheiden. Drei Angaben der Blackwall'schen Schilderung passen sogar besser zu *L. bifasciata:* 1. die Tibia des Palps sei viel dicker als Femur und Patella; bei *L. schenkeli* ist sie aber relativ dünner und auch länger als bei *L. bifasciata*; 2. der Bulb trage einen kurzen vorragenden, zugespitzten Fortsatz nahe dem Aussenrand; diese Spitze der Apophyse liegt aber bei *L. schenkeli* näher bei der Mitte des Bulbs, bei *L. bifasciata* dagegen nahe am Aussenrand. 3. Blackwall verzeichnet ausdrücklich 2 helle Seitenbinden jederseits am Cephalothorax. De Lessert hat mit Recht darauf hingewiesen, dass der Fundort von Blackwalls Typen, Interlaken, nicht zum schweizerischen Vorkommen der *L. schenkeli* passt, die bei uns bisher nur in der Walliser Hauptkette und nur über 1900 m Meereshöhe gefunden wurde; auch im Ural gehört sie nach Charitonov (1: p. 56 u. 60) höheren Lagen an (1500 m); dieser Autor vermutet auch in Dahls *L. calida* (3: p. 385 u. 428) eine andere Art; tatsächlich passt auch die *l. c.* gegebene Fig. 82 *b* nicht völlig auf die Epigynen meiner Stücke; die enge, mittlere Partie ist hinten zu schmal und das etwas ⊥ förmige hintere Kielende ist nicht so dargestellt.

Enophrys ? terrestris (Simon).

Der Cephalothorax ist rötlichbraun, seine anliegenden Haare goldbraun; von einer schmalen, helleren Mittelbinde ist nur unter Flüssigkeit eine kaum bemerkbare Spur zu erkennen; die braune Färbung ragt vorn zwischen die Hinteraugen hinein und verliert sich allmählich in der schwarzen Farbe der Augengegend. Die Brauen und Barthaare sind weisslich-, nicht lebhaft gelb wie Simon (14 *a*: p. 190) angibt; die Mundteile, das Sternum und die Beine sind hellbraun, die Palpen gelb, aber ohne verdunkelte Femurbasis; auch das Tarsende ist nur durch die dichtere, schwarze Behaarung dunkler.

Abdomen: Simon fasst als Grundfarbe die gelbe auf; seine Schil-

derung passt nicht übel auf mein Exemplar; bei diesem ist aber der dunkle, schwärzlichbraune Teint vorherrschend; er ist bestreut mit zahlreichen, gelblichen Punkten, an den Seiten mit ebensolchen Schräglinien, die nach vorn und etwas nach aussen-unten gerichtet sind; die Hinterhälfte des Abdomens trägt längs der Mitte eine Reihe von 4 gelben Winkelflecken; die vordern beiden sind grösser und deutlicher, die hintern kleiner und ± zu 2 unregelmässigen Längslinien verschmolzen; vor dem 1. Winkelfleck finden sich noch zwei subparallele Längsflecke auf der Vorderhälfte des



Fig. 19.
Enophrys ? terrestris (Simon) ♀.
Epigyne.

Rückens. Der Bauch ist braun, mit 4 helleren Längsstreifen; die 2 seitlichen sind deutlicher und schärfer, die beiden mittleren genähert, hinten verschmolzen, im ganzen sehr verschwommen.

Die Epigyne ist ein rundlich sechseckiges Feld mit schmalem, flachem Mediankiel, eigentlich einer Brücke, die zwei fast kreisförmige, helle, kaum tiefer liegende Felder von einander trennt; in jedem schimmert ein spiraliger Samengang schwach durch; zwei rundliche Samentaschen liegen teilweise noch in den Feldern, zur Hälfte unter dem Hinterende der Brücke; auch sie sind wenig deutlich; das Epigynenfeld grenzt hinten beinahe an die Bauchfalte.

Die Bestachelung der Tibien passt annähernd zu Simons Beschreibung: Tibia I unten mit 2 Reihen von je 3 Stacheln, II unten-aussen mit 3, unten-innen mit 2 Stacheln, III unten, vorn und hinten mit je 1-1 Stachel, IV unten mit 1-2, vorn und hinten mit je 1-1.

Sitticus longipes (Canestrini).

S. muralis Schenkel (12: p. 316, 13: p. 310) ist das Weibchen von *S. longipes*; weder Simons noch de Lesserts Schilderungen des letztern (14 *a*: p. 106, 7 *a*: p. 565) schienen mir auf die Exem-

plare vom Binnental zu passen. Die Weibchen, die ich auf Plattje ob Saas-Fee zusammen mit den nicht zu verkennenden Männchen des *S. longipes* (Can.) fing, stimmen aber vollkommen mit den als *S. muralis* beschriebenen überein.

Megabunus rhinoceros (Canestrini).

Roewer (10: p. 855) schildert die Beine dieser Art als lang und dünn; das passt nicht auf meine Exemplare, aber auch nicht zu der Beschreibung, die jener Autor früher (9: p. 258) veröffentlicht hat. Die ältere Schilderung stimmt übrigens sehr gut mit der von Simon (14 *d*: p. 230) gegebenen überein; noch genauer ist die mir vorliegende Form durch de Lessert (7 *b*: p. 51) gekennzeichnet worden, der namentlich auch die Dornen des Supramandibularraums richtig beobachtet hat.

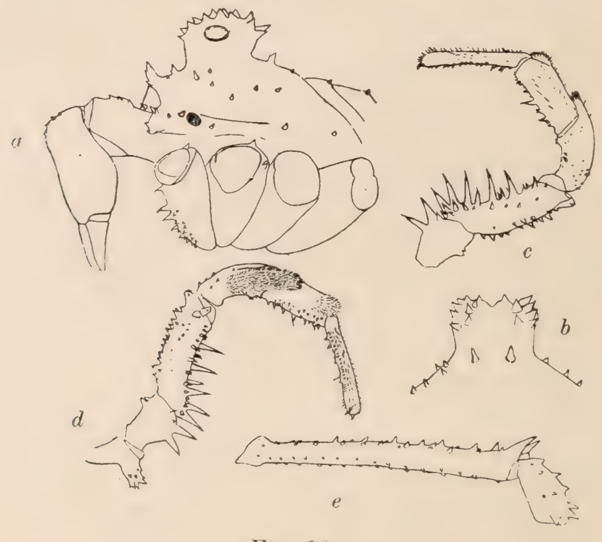


Fig. 20.

Megabunus rhinoceros (Canestrini).
a = Kopfbrust, linke Seite, mit Augenhügel, Mandibel und Hüften.
b = Augenhügel von hinten; *c* = Linker Palp von aussen; *d* = von innen;
e = Femur + Patella IV.

Roewers neuere Beschreibung passt auch in anderer Hinsicht nicht; der Augenhügel hat andere Gestalt; den Cephalothorax zeichnet er glatt, während meine Exemplare mehrere kräftige Zähnchen auf dem Kopfschild aufweisen, darunter 2 besonders

grosse hinter dem Augenhügel; die Palpen stellt er schlanker, länger dar; an der Unterseite des Femurs gibt er bloss 6 Dornen an, die von der Basis nach dem distalen Ende hin regelmässig an Grösse abnehmen; bei meinen Exemplaren sind es, wenn man 2 kleinere am distalen Ende nicht rechnet, deren sieben, von denen, wie schon die ältern Beschreibungen notieren, der 4. und 6. auffallend kleiner ist als die übrigen. Bei meinen Exemplaren haben die Femora und Patellen der Beine zwei bis drei grössere Endzähnchen.

Ich vermute, dass Roewer seine neueste Diagnose nach den Stücken von der Cima della Pala entworfen hat und dass diese einer andern Art angehören.

***Megabunus lesserti* n. sp. oder Var. v. *M. armatus* (Kulczynski).

Länge: Körper 4^{mm},5; 1.-3. Femur: 2^{mm},8 : 5 : 3^{mm}; 1.-3. Bein: 12^{mm},2 : 22^{mm} : 14^{mm} (beide 4. Beine fehlen !).

Die Stirne trägt den für die Gattung charakteristischen Zahn in der Mitte, aber sonst ist, im Gegensatz zu *M. armatus*, der Frontalrand unbewehrt bis zu den vordern Carapaxecken; diese tragen etwa 3 Zähnchen nahe beisammen. Vor und hinter der Stinkdrüsenöffnung ist je 1 Zahn. Der linksseitige Augenhügelrand hat oben 10, der rechtsseitige 13 Zähne, die nicht sehr regelmässig hinten ein-, nach vorn mehrreihig angeordnet sind. Die 2 Dörnchen hinter dem Augenhügel sind kleiner als bei *M. rhinoceros*. Der Carapax ist fein und scharf gekörnelt; jederseits sind etwa 3 dieser Körner etwas gröber, aber kaum als Zähnchen zu bezeichnen; am Hinterleib ist die Körnelung noch feiner. Der Supramandibularraum ist unbewehrt; die Mandibeln sind vollkommen glatt.

Palpen: Trochanter ventral mit 2 Zähnen; Femur an der äussern untern Kante mit insgesamt 10 Dornen, wovon der 5., 7. und 9. sehr klein ist; die langen Zähne nehmen vom basalen bis zum 8. etwas an Länge zu; der 10. ist dann wieder ein wenig kürzer, auch etwas schräg nach vorn gerichtet; an der Aussenfläche finden sich nur vereinzelte, winzige, borstentragende Tuberkelchen; die obere Femurfläche ist glatt; an ihrem distalen Ende stehen aber 3 Zähnchen neben einander; innerhalb derselben, also am Ende der Innenseite findet sich ein rundlicher, beulenförmiger, fein bebürsteter Fortsatz; hinter diesem zieht sich längs der untern Hälfte der Innenseite eine erst einfache, nahe der Basis mehrfach werdende

Reihe feiner Börstchen. Im Gegensatz zu *M. armatus* und *M. rhinoceros* ist die Patella vollkommen unbezahnt, dafür ist die bürstenhaarige Innenapophyse um so kräftiger; ihre Behaarung

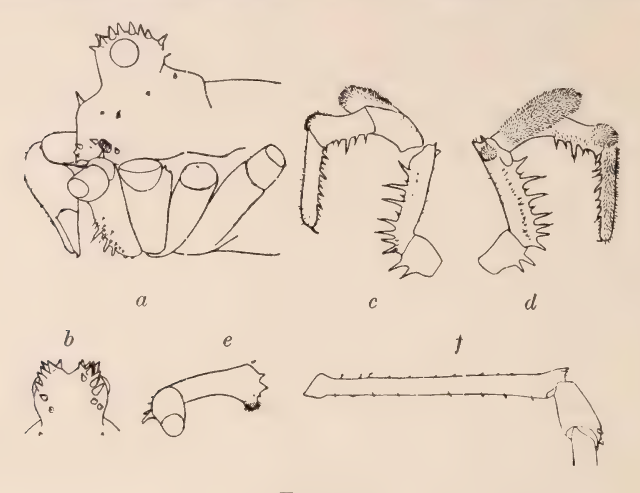


FIG. 21.

Megabunus lesserti n. sp.

a = Kopfbrust, linke Seite mit Augenhügel, Mandibeln und Hüften; *b* = Augenhügel von hinten; *c* = Linker Palp von aussen; *d* = von innen; *e* = Femur des l. Palps von oben; *f* = Femur und Patella eines Beines.

erstreckt sich rückwärts bis fast zur Basis. Die Tibia hat unten 6 Zähne, wovon der 3. die übrigen, aber auch die Tibialzähne des *M. rhinoceros* bedeutend an Länge übertrifft; auch die 7 Zähnchen der Tarsusunterseite sind eher grösser als bei letzterer Art.

Die grauschwarze Farbe des arg beschädigten Körpers ist wohl kaum die ursprüngliche; eine Zeichnung ist nicht mehr deutlich zu erkennen. Die Beine sind undeutlich heller und dunkler braun geringelt. Der Vorderrand der Hüfte I ist gezähnelt; wie bei *M. armatus* sind die Beine dünn, rund und glatt, aber länger als bei dieser Art (siehe 10: p. 855); an der Oberseite der Femora finden sich nur ganz feine, spitze, börstchentragende, schwarze Schüppchen; am obern distalen Ende von Femur und Patella stehen je 2 kurze aber deutliche Zähne.

Das einzige, arg beschädigte Exemplar wurde von Dr. E. HANDSCHIN im Engadin, in ca. 2000 m Meereshöhe gesammelt; ich habe es früher (11: p. 124) als *Megabunus rhinoceros* (Can.) bestimmt.

VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR

1. Charitonov, D. E. *Matériaux sur la faune des Araignées de l'Oural de Verchoturjé.* Perm, 1926.

2. Chyzer, C. und Kulczynski, L. *Araneae Hungariae.* *a* = Band 1, 1891; *b* = Band 2, 1. Teil, 1894; *c* = Band 2, 2. Teil, 1897.

3. Dahl, F. *Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands.* Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol., Bd. 88, 1908.

4. Handschin, E. *Beiträge zur Kenntnis der wirbellosen terrestrischen Nivalfauna der schweiz. Hochgebirge.* Liestal, 1919.

5. Jackson, A. R. *A Contribution to the Spider Fauna of Scotland.* Proceed. R. Phys. Soc., Edinburgh, Vol. 19, 1914.

6. Kulczynski, W. *De speciebus Europaeis generis Amaurobius.* Anzeiger Akad. Wissensch. Krakau, mat.-naturw. Klasse, 1906.

7. Lessert (de), R. *Catalogue des Invertébrés de la Suisse.* *a* = *Araignées*, 1910; *b* = *Opilions*, 1917.

8. Reimoser, E. *Katalog der echten Spinnen des palaearktischen Gebietes.* Abhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. 10, 2, 1919.

9. Roewer, C. F. *Revision der Opiliones Palpatores*, II. Teil: *Fam. d. Phalangiidae.* Abhandlungen a. d. Gebiet d. Naturwiss., Hamburg, Bd. 20, 1, 1912.

10. —— *Die Weberknechte der Erde.* Jena, 1923.

11. Schenkel, E. *Beitrag zur Spinnenkunde.* Verh. d. Naturf. Ges. in Basel, Bd. 34, 1923.

12. —— *Beiträge zur Kenntnis der schweizerischen Spinnenfauna.* Rev. suisse Zool., Vol. 32, 1925.

13. —— *Beitrag zur Kenntnis der schweizerischen Spinnenfauna.* Rev. suisse Zool., Vol. 33, 1926.

14. Simon, E. *Les Arachnides de France.* *a* = Vol. 3, 1876; *b* = Vol. 4, 1878; *c* = Vol. 5, 1881-1884; *d* = Vol. 7, 1879.

Vol. 34, nº 15. — Juin 1927.

Travaux du Laboratoire de Zoologie et Anatomie comparée
de l'Université de Genève

La perte du pouvoir régénérateur des Anoures étudiée par les homogreffes.

par

André NAVILLE

Avec 6 figures dans le texte.

Sommaire.

INTRODUCTION.

En 1924, j'avais annoncé, dans une courte note préliminaire, quelques résultats intéressant la régénération de greffes larvaires transplantées sur des adultes d'Amphibiens anoures. Ces expériences m'avaient montré l'indépendance entre la perte du pouvoir régénérateur des Anoures et le milieu interne.

Récemment, M. le professeur E. Guyénot (1927) a publié une série de résultats relatifs à des hétérogreffes d'Anoures et d'Urodèles. Ses conclusions sont en accord complet avec les quel-

ques résultats que j'avais annoncés. Il m'a semblé intéressant de publier mes observations *in extenso.* Cette courte note est donc un complément du mémoire de M. le professeur E. Guyénot, auquel je renvoie le lecteur pour tout ce qui concerne l'exposé général de la question (voir principalement l'Introduction et les Conclusions).

Méthode et Technique.

La réalisation de la greffe de tissu embryonnaire sur des Anoures adultes présente certaines difficultés qui tiennent en partie au fait que la larve est aquatique, tandis que la Grenouille adulte doit être simplement maintenue en milieu humide si l'on veut obtenir une cicatrisation épidermique rapide.

Au cours d'une première série d'expériences, j'avais utilisé des queues de têtards de *Rana esculenta*, de 35^{mm} à 40^{mm} de long, coupées près de leur base et fixées au moyen d'une fine suture sur la peau du dos, préalablement fendue, d'une Grenouille de même espèce. Dans ces conditions, je n'ai jamais obtenu de reprise de la greffe. Les queues greffées se flétrissent puis tombent.

La méthode qui me paraît la meilleure est la greffe, ou plutôt la culture, d'un segment de la queue de 8^{mm} à 10^{mm} de long, à l'intérieur des sacs lymphatiques dorsaux de la Grenouille. Cette méthode m'a donné de bons résultats, mais dans quelques cas, cependant, la phagocytose est intervenue trop tôt et a mis fin prématurément à mes observations.

Les têtards utilisés comme greffons sont placés quelques instants dans un peu d'eau stérile additionnée de quelques gouttes d'eau oxygénée. On coupe alors un segment de queue de moins de 10^{mm} de long que l'on introduit avec la pince dans un des sacs lymphatiques dorsaux de la Grenouille. Deux ou trois points de suture referment la fente pratiquée dans la peau, et les greffes sont ensuite examinées quelques jours après l'opération.

J'ai cherché, d'autre part, à réaliser la greffe d'un petit segment de queue de têtard sur la tête d'une Grenouille adulte, entre les deux yeux. Après avoir fendu la peau suivant la ligne sagittale qui passe entre les deux yeux de l'animal, on place un segment de queue de 5^{mm} à 6^{mm} de longueur; puis les deux lèvres de la fente ainsi pratiquée sont rabattues sur les bords du segment caudal. La

Grenouille est alors placée dans un sac humide, et à l'obscurité. La greffe semble bien reprendre au début, mais dégénère toujours par la suite. (Vingt-sept greffes ainsi pratiquées ne m'ont donné aucun résultat.) Le greffon devient turgescent et de couleur rosée, indice d'une forte hyperémie, puis il se résorbe et disparaît complètement au bout de quelques jours.

C'est donc certainement la méthode de greffe dans les sacs lymphatiques qui donne dans tous les cas les meilleurs résultats. Cependant, cette méthode n'est pas infaillible et il arrive souvent que le greffon soit presque immédiatement résorbé par phagocytose (parfois en moins d'une semaine).

J'ai utilisé pour ces expériences des têtards de *Bombinator pachypus* et de *Rana esculenta*, tous greffés sur des adultes de même espèce.

Les greffons ont été prélevés quelques jours plus tard, fixés au liquide de Zenker, puis coupés suivant le plan frontal.

Le greffon le plus âgé que j'aie obtenu a survécu jusqu'au 17me jour après la greffe, mais la phagocytose était déjà avancée et sa structure fortement altérée.

Observations histologiques effectuées sur les greffons.

1. *Aspect général des greffons.*

Lorsqu'on examine macroscopiquement un greffon d'un segment de queue de têtard placé dans un sac lymphatique de Grenouille, celà après quelques jours, l'aspect du transplantat a sensiblement changé. Ses deux extrémités se sont arrondies alors que les deux bords des nageoires de la queue ont fréquemment subi un léger plissement. Le greffon présente presque toujours un aspect gonflé, légèrement hypertrophique. Cette augmentation de taille est due, comme nous le verrons plus loin, à une forte hyperémie qui suit de près l'implantation du transplantat. Enfin, le segment caudal est retenu à l'endothélium qui tapisse la cavité du sac lymphatique par de nombreux filaments anastomotiques d'origine conjonctive, qui le fixent rapidement en place. A côté de ces anastomoses conjonctives, on aperçoit quelques fins canaux vasculaires venant du porte-greffe, qui ne tardent pas à entrer en rapport avec le greffon

lui-même. Cette nouvelle vascularisation indique bien que le greffon baigne complètement dans le milieu intérieur du porte-greffe. L'étude histologique montre d'ailleurs que le tissu transplanté présente à son intérieur de véritables lacunes vasculaires pleines d'hématies. On pourrait penser tout d'abord que cette accumulation d'hématies dans les tissus du greffon serait due à une prolifération des éléments sanguins de ce dernier. Cette hypothèse est complètement infirmée: 1° par le fait que les rapports vasculaires qui unissent porte-greffe et greffon peuvent être suivis sur coupes; 2° que l'on ne rencontre pas de figures de division des erythrocytes dans le tissu greffé. Le sang du porte-greffe pénètre donc librement à l'intérieur des tissus greffés. Il en résulte que ces derniers baignent dans le plasma de la Grenouille porte-greffe.

Durant l'évolution du greffon on assiste à une régénération active de la queue. Cette régénération ne se fait pas seulement à partir de la surface distale du segment caudal, mais encore à partir de la surface proximale. Il existe donc deux bourgeons de régénération: l'un centripète, l'autre centrifuge. Nous allons suivre l'évolution de cette double régénération et nous noterons les quelques particularités qu'elle présente.

2. *Epiderme.*

Au début de l'évolution du greffon, la régénération de l'épiderme se fait normalement. Il se produit une pellicule épithéliale qui recouvre les tissus greffés, et celà aux deux extrémités du segment caudal. Cependant, ce revêtement épithélial n'est pas toujours continu. Le plus souvent il reste interrompu en certains points par où pénètrent le conjonctif et les capillaires sanguins du porte-greffe. La présence de ces brides conjonctives peut, fréquemment, être la cause d'anomalies de croissance dans la régénération du greffon. Si l'on examine des fragments de queues greffées depuis une semaine, on observe fréquemment une régénération épidermique atypique. L'épiderme régénéré, au lieu de continuer à pousser normalement suivant l'axe de la queue, aux deux extrémités du greffon, est dévié soit à droite soit à gauche et vient se rabattre latéralement sur le côté du segment caudal. Ce phénomène est très visible à la figure 1. Cette figure représente une coupe frontale d'un segment de queue d'une larve de *Bombinator*, greffée depuis

neuf jours dans le sac lymphatique dorsal d'un *Bombinator* adulte. La portion épidermique régénérée est rabattue latéralement, puis a continué à s'accroitre (R). Il semble que cette régénération atypique soit due à la présence d'une bride conjonctive que l'on aperçoit sur la figure en C et qui a dû arrêter la croissance normale du jeune greffon.

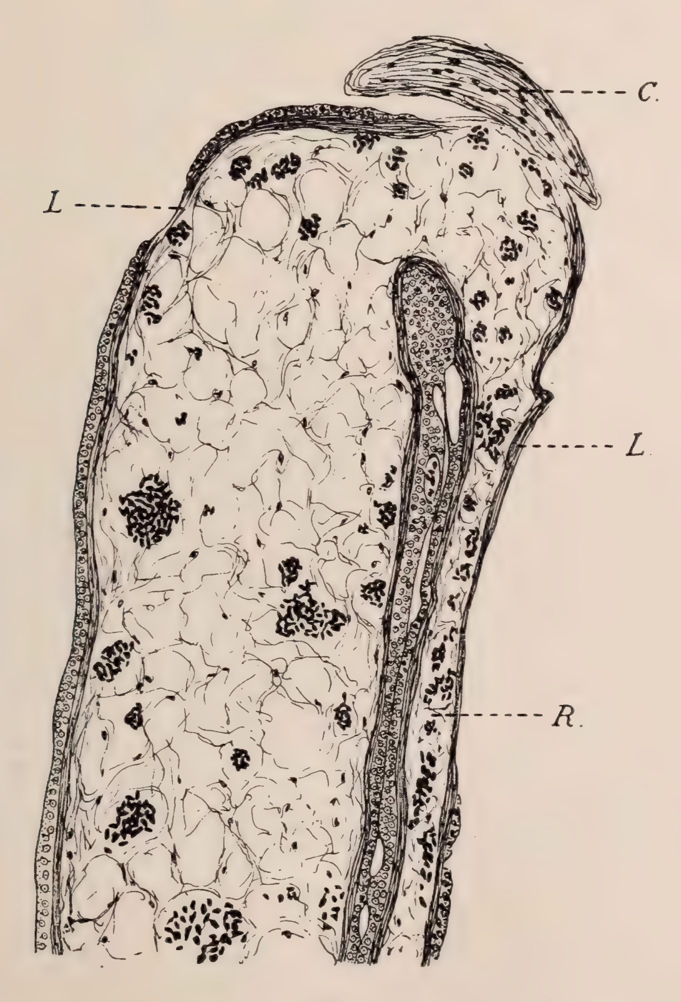


FIG. 1

Coupe frontale à travers un segment de queue de *Bombinator pachypus* greffé depuis 9 jours. — *L* = Basale conjonctive de l'épiderme; *C* = bride conjonctive provenant du porte-greffe; *R* = portion réfléchie du régénérat caudal.

Au cours de cette régénération de l'épiderme, le tissu conjonctif sous-jacent, qui a l'aspect d'un lophioderme embryonnaire, forme au contact des éléments épidermiques une couche conjonctive basale (*Lederschichte* des auteurs allemands). L'épiderme subit une dégénérescence partielle et se trouve de ce fait interrompu en de nombreux endroits. Dans toutes les régions où l'épiderme est histolysé, la « *Lederschichte* » est intacte et sert de revêtement provisoire au jeune greffon (fig. 1, L). Si l'on examine une queue greffée depuis 12 jours, on s'aperçoit qu'aux deux extrémités du greffon l'épiderme a complètement disparu. Il a été hystolysé, et les produits de cette dégénérescence ont été phagocytés par les nombreux éléments qui baignent dans la lymphe. La « *Lederschichte* » elle-même a subi un sort semblable et l'on ne rencontre plus qu'un conjonctif banal à la périphérie du jeune régénérat (fig. 2, C).

Cette disparition de la basale conjonctive du régénérat n'a rien de surprenant. J'ai montré (Naville, 1924) qu'il en est ainsi chaque fois que la « *Lederschichte* » se trouve séparée de l'épiderme.

Il résulte de mes observations que l'épiderme est le premier élément frappé de dégénérescence et d'involution. Lorsqu'il est atteint, la basale conjonctive ne peut se maintenir et disparaît à son tour.

Est-ce le milieu interne de la Grenouille ou du *Bombinator* adulte qui n'est pas favorable à la vie de l'épiderme, ou bien ce dernier disparaît-il par suite d'une phagocytose active. Cette dernière hypothèse ne me semble pas justifiée, par le fait que je n'ai pu mettre en évidence l'intervention des phagocytes. La phagocytose, si elle intervient dans ce cas, ne peut être qu'un phénomène secondaire et n'est en tous cas pas la cause déterminante de l'involution du tissu tégumentaire. Il me semble plus probable que l'épiderme, habitué à baigner une de ses surfaces dans de l'eau, ne peut s'accommoder d'un brusque changement de milieu et disparaît de ce fait.

L'absence d'épiderme ne semble pas, d'autre part, entraver d'une façon sensible la marche de la régénération. L'épiderme est donc un tissu passif durant la régénération et qui se modèle sur le conjonctif sous-jacent, qui, lui, réagit à son contact et forme ainsi la basale conjonctive (chorion) de la peau.



FIG. 2.

Portion régénérée d'un greffon de *Rana esculenta*, 12 jours après la greffe (coupe frontale) La coupe montre l'absence d'épiderme et la présence d'un conjonctif très dense en C'. — C = ancienne basale conjonctive sous-épidermique.

3. *Tube neural.*

Lorsqu'on examine les coupes frontales de greffons au bout de neuf jours d'implantation sur le porte-greffe, on s'aperçoit que le tube neural a déjà subi une régénération bien visible. Les deux extrémités du tube nerveux se prolongent dans le conjonctif jusqu'en avant de la surface de section. Ces deux extrémités sont fermées, formant chacune une petite ampoule qui se trouve le plus souvent incurvée vers la face ventrale, du côté de la corde dorsale. Il est souvent difficile d'apprécier exactement l'ancien niveau de section, si bien qu'on ne peut dire d'une façon précise si la croissance du tube neural est plus forte à l'extrémité distale ou dans la portion basale de la queue greffée. Dans tous les cas la régénération nerveuse se montre également active aux deux extrémités du tronçon médullaire. Ceci montre bien que le système nerveux du greffon a conservé non seulement son activité physiologique, mais encore est susceptible de s'accroître et de régénérer. Vers la base de la région régénérée, on aperçoit des figures caryocinétiques, indices d'une régénération active (fig. 3, M). Il ne m'a pas été possible de décider lequel des deux organes, de la corde dorsale ou du tube neural, régénère en premier lieu. La croissance de ces deux tissus est, à peu de chose près, simultanée, et leur régénération montre un très grand synchronisme.

4. *Corde dorsale.*

De même que le tube neural, la corde dorsale régénére d'une façon active aux deux extrémités du segment de queue greffé. On peut distinguer, sur les coupes, l'extrémité distale de l'extrémité proximale, d'après la largeur de la queue elle-même ainsi que par la mensuration du diamètre de la corde dorsale. Il est intéressant de noter que la régénération de la section basale de la queue est plus active et généralement plus complète. Ce fait confirme les expériences de Barfurth qui a montré que chez les têtards d'Anoures le niveau de section de la queue influence directement la rapidité de régénération de l'appendice caudal. Plus la section est près de la base, plus la régénération est rapide. La comparaison des figures 4 et 5 montre très nettement cette différence.

Les processus histologiques de régénération se produisent aux deux extrémités de la corde dorsale de la même façon. Peu après l'implantation de la greffe, on observe à chaque extrémité de la corde une cavité qui contient de nombreuses hématies et quelques leucocytes polynucléaires. La corde elle-même régénère à partir des éléments périphériques, qui ne tardent pas à se rejoindre et à se refermer sur cette lacune terminale. Cette dernière subsiste assez



Fig. 3.

Portion terminale de la moëlle (M) d'un greffon de *Bombinator pachypus*, 7 jours après la greffe. Le tube neural est infléchi ventralement à l'extrémité de la corde. (C).

longtemps pendant que le jeune bourgeon notocordal s'avance à l'intérieur du cône conjonctif qui forme l'axe du régénérat (fig. 4 et 5). Quant à la régénération de la gaîne de la corde, elle se fait toujours tardivement, et mes observations n'ont pas été poursuivies assez longtemps pour me permettre d'en suivre les étapes. La corde dorsale régénère donc d'une façon tout à fait conforme à la description que j'en ai donnée (Naville, 1924).

Il est cependant à remarquer que la régénération de cet organe,



Fig. 4.

Coupe frontale d'une queue de *Rana esculenta*, greffée sur adulte depuis 12 jours. La figure montre le bourgeon de régénération de la corde dorsale à l'extrémité basale du greffon.

de même que celle des autres tissus, est sensiblement plus lente que dans une queue de têtard non transplantée. Ce fait peut admettre deux causes distinctes. Il est possible que la régénération d'une queue transplantée subisse un retard du fait même de la transplantation. Ce retard s'observerait durant toute la période de régénération. Une queue greffée et examinée après douze jours serait donc comparable à une queue de têtard dont l'amputation ne remonterait qu'à quelques jours seulement. D'autre part, nous verrons, en examinant la structure du conjonctif du régénérat, que ce dernier tissu ne présente pas tout à fait la même structure que dans un régénérat normal. Il est, en effet, plus dense et plus compact dans des régénérats provenant de queues greffées. Il est possible que le conjonctif oppose alors une certaine résistance à la régénération de la corde et retarde sensiblement cette dernière. Il est donc difficile de faire le départ entre ces deux actions qui contribuent probablement l'une et l'autre au ralentissement des processus de régénération du transplantat.

5. *Musculature.*

L'examen des différentes coupes effectuées sur des greffons de queues de têtards d'Anoures dans les sacs lymphatiques des adultes, montre une musculature tout à fait normale dans la région médiane du greffon. Lorsqu'on se rapproche des extrémités du greffon, les myotomes prennent un aspect anormal, le plus souvent rétracté, alors que les fibres striées ne présentent plus une striation régulière. On assiste ainsi, aux deux extrémités du segment caudal greffé, à une dégénérescence de la musculature qui intéresse tous les myotomes atteints par la section de la queue. Les aspects du muscle dégénéré ressemblent tout à fait à ceux que j'ai décrits (Naville, 1922) au cours de la régénération normale du muscle. Ce n'est que lorsque cette première phase de dégénérescence est terminée que l'on peut espérer observer des phénomènes régénératifs. Malheureusement je n'ai pas pu pousser mes expériences assez loin pour suivre la régénération des éléments musculaires.

Il faut cependant remarquer que la dégénérescence observée sur les myotomes du greffon atteints par la section de la queue, est tout à fait comparable aux aspects observés lors de la régénération normale de la queue et que j'avais décrits (Naville, 1922) sous le nom de dégénérescence pré-régénérative. Ce type de dégé-



FIG. 5.

Coupe frontale d'une queue de *Rana esculenta*, greffée sur adulte depuis 12 jours. La figure montre le bourgeon de régénération de la corde dorsale à l'extrémité distale du greffon.

nérescence se distingue, à première vue, de la dégénérescence métamorphotique qui procède par véritable histolyse et aboutit à la formation de sarcolytes. Le milieu interne de l'adulte est donc incapable d'induire, dans les tissus embryonnaires greffés, les phénomènes de sarcolyse si caractéristiques de la métamorphose. Ce n'est donc vraisemblablement pas à une modification du milieu interne qu'est dû l'histolyse de la queue qui précède la métamorphose des Batraciens anoures.

L'évolution du muscle chez le greffon est donc normale et comparable en tous points à ce que l'on observe chez les têtards dont on a amputé une partie de la queue.

6. *Tissu conjonctif.*

L'activité du conjonctif au cours de la régénération de la queue des larves d'Anoures est très précoce. Le lophioderme suit immé-

diatement l'épiderme au cours de la cicatrisation de la surface de section. Plus tard, lorsque le bourgeon de régénération se forme,le tissu conjonctif pénètre dans le cône de régénération et remplit complètement l'espace laissé libre entre l'épiderme et l'ancienne surface de section. La région axiale du régénérat est occupée, quelques jours après la greffe, par une véritable calotte d'éléments conjonctifs régénérés (fig. 2, C') formée de fibres d'un aspect particulier. Ces fibres sont très épaisses et forment de véritables travées d'un tissu conjonctif très dense et ne contenant plus que peu de noyaux. L'aspect de ces fibres représentées à la figure 6, rappelle énormément le conjonctif dermique d'Amphibiens adultes tels que Grenouilles et Tritons. On ne retrouve pas, dans cette calotte conjonctive, la structure alvéolaire si caractéristique des éléments lophiodermiques larvaires que l'on observe dans les régénérats des laves de Batraciens. Les travées fibreuses sont très épaisses et sont formées d'une masse homogène présentant une fine structure fibreuse. Jamais, au cours de mes recherches précédentes sur la régénération de la queue des larves d'Anoures, je n'avais rencontré un conjonctif ayant cette apparence dans une région régénérée, si j'en excepte du moins les formations dermiques (*Lederschichte*). Dans le reste du greffon, le conjonctif conservait partout son aspect embryonnaire normal et se présentait toujours sous la forme d'un lophioderme typique.

Il semble possible d'expliquer la présence de conjonctif d'un type « adulte » à la lumière des idées émises par NAGEOTTE (1916). NAGEOTTE pense, en effet, que la substance collagène se forme au contact des cellules conjonctives et du milieu intérieur. La substance conjonctive ne serait donc point une sécrétion de la cellule, mais cette dernière ne représenterait que l'axe de condensation d'une substance préexistante dans le plasma. On comprend dès lors fort bien que des éléments conjonctifs embryonnaires, en période de prolifération, plongés dans un milieu intérieur d'adulte, puissent former un centre de condensation de substances conjonctives, structurées suivant le type de l'adulte et non de la larve. Le lophioderme larvaire est, d'autre part, peu riche en matière collagène. Ce qui surprend d'avantage, si toutefois cette hypothèse se vérifie, est le fait que le conjonctif des parties non régénérées du greffon reste en apparence inchangé. Il faudrait admettre alors que ce dépôt de matière collagène se produit principalement au niveau des



Fig. 6.

Conjonctif formant une calotte en travers de l'axe d'un régénérat de greffon (*Rana esculenta*, au 12me jour). A remarquer l'épaisseur des travées conjonctives (type adulte).

éléments lophiodermiques en période de croissance et de prolifération. L'aspect de cette calotte conjonctive très dense, qui occupe la portion centrale du régénérat, explique également le ralentissement observé durant la régénération de la corde dorsale. Celle-ci semble gênée dans sa croissance par cette couche conjonctive qui s'oppose à son libre développement.

Si véritablement le milieu interne de l'adulte modifie la structure du conjonctif du régénérat, c'est au milieu interne de l'adulte que pourrait être attribuée une partie du retard observé au cours de la régénération de la queue larvaire. Mais cette action du milieu intérieur de l'adulte serait un phénomène secondaire, qui n'aurait rien de commun avec une action humorale immédiate du porte-greffe sur tous les tissus du greffon.

Conclusions.

L'examen histologique des queues de têtard greffées sur adulte, montre qu'il s'agit bien là de véritables greffes qui reçoivent leur

vascularisation du porte-greffe. La régénération s'observe aux deux extrémités du segment caudal greffé. La régénération du côté basal est plus intense que du côté distal du greffon.

L'épiderme régénéré subit rapidement une dégénérescence complète qui ne semble d'ailleurs pas due à une phagocytose active. La régénération des autres tissus n'en continue pas moins normalement. Ceci montre, d'une façon très nette, que l'épiderme ne joue qu'un rôle de second ordre au cours de la régénération.

Le tube neural et la corde régénèrent normalement aux deux extrémités du segment caudal greffé, mais celà avec un léger retard sur les processus régénératifs normaux.

Le muscle montre, comme celà a lieu normalement, une dégénérescence des myotomes touchés par la section. Cette dégénérescence se fait de la même manière que celle que l'on observe au début de la régénération normale de ce tissu (Naville, 1922). Dans aucun cas je n'ai observé la formation de sarcolytes. Le milieu interne adulte est donc incapable d'induire dans le tissu larvaire une histologie semblable à celle que l'on constate durant la métamorphose.

Le conjonctif, enfin, régénère activement, mais au bout de quelques jours il prend un aspect particulier, formant des travées fibreuses épaisses, tout à fait comparables aux éléments conjonctifs du chorion d'un Batracien adulte. Cette modification n'atteint que les éléments conjonctifs en prolifération (principalement ceux que l'on trouve dans la zone médiane du régénérat). Ce fait peut trouver son explication à la lumière des idées de Nageotte (1916). Le milieu interne de l'adulte contiendrait alors une plus grande quantité de matières capables de se transformer en substance conjonctive. Mais seules les cellules conjonctives en période de prolifération seraient susceptibles d'en fixer une certaine quantité. On peut expliquer ainsi l'aspect de tissu adulte que présente une partie du conjonctif du régénérat.

On peut donc conclure de cette étude que le milieu interne d'un Anoure adulte est incapable d'inhiber la régénération des tissus larvaires. D'autre part, le léger ralentissement observé dans la régénération de la queue peut être due à deux causes distinctes: Existence d'un « temps de latence » (temps de reprise de la greffe) qui retarde les premiers phénomènes régénératifs. Il est possible, en outre, que l'épaississement des fibres conjonctives du régé-

nérat forme un obstacle mécanique à la croissance du bourgeon de régénération.

On voit donc que ces conclusions sont en plein accord avec celles qu'a formulées M. le prof. E. Guyénot dans son étude sur « La perte du pouvoir régénérateur des Anoures étudiée par les hétérogreffes ».

BIBLIOGRAPHIE

1912. Gudernatsch, J.J. *Feeding experiments of Tadpoles.* Arch. f. Entw.-Mech., vol. 35, pp. 457-483.

1927. Guyénot, E. *La perte du pouvoir régénérateur des Anoures, étudiée par les hétérogreffes, et la notion de territoires.* Revue suisse de Zool., vol. 34, pp. 1-51.

1916. Kahn, R.-H. *Zur Frage der Wirkung von Schilddruse und Thymus auf Froschlarven.* Pflüger's Arch. f. ges. Physiol., vol. 153.

1916. Nageotte, J. *Les substances conjonctives sont des coagulums albuminoïdes du milieu intérieur.* C. R. Soc. Biol. Paris, vol. 79, pp. 833-839.

1922. Naville, A. *Recherches sur l'histogenèse et la régénération du muscle chez les Anoures.* Arch. de Biol., vol. 33, pp. 1-140.

1924. —— *Recherches sur l'histogenèse et la régénération chez les Batraciens anoures* (corde dorsale et téguments). Arch. de Biol., vol. 34, pp. 235-344.

1924. —— *Le milieu interne de l'adulte a-t-il une influence sur la régénération des tissus larvaires chez les Amphibiens anoures?* C.-R. Soc. de Phys. et Hist. nat. de Genève, vol. 41, nº 1, pp. 17-19.

1923. Pawlowsky, E. N. *Hyperthyroïdismus und Regeneration.* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 99, pp. 620-627.

1913. Romeis, B. *Der Einfluss verschiedenartigen Ernährung auf die Regeneration bei Kaulquappen (R. esculenta).* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 37, pp. 183-214.

1914. —— *Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung innersekretorische Organe.* II. *Der Einfluss von Thyroïdea und Thymusfütterung auf das Wachstum. Entwicklung und Regeneration von Anurenlarven.* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 40, pp. 571-652.

1926. Schotté, O. *Hypophysectomie et régénération chez les Batraciens urodèles.* C.-R. Soc. de Phys. et Hist. nat. de Genève, vol. 43, nº 2, pp. 67-72.

1926. —— *Le rôle du milieu intérieur dans la régénération des Batraciens urodèles.* C.-R. Soc. Biol. Paris, vol. 94, p. 1177.

1911. Walter, F. K. *Schilddrüse und Regeneration.* Arch. f. Entw.-Mech., vol. 31, pp. 91-130.

Vol. 34, nº 16. — Juin 1927.

Etude anatomique du *Phreatobius cisternarum* Goeldi, Silure aveugle du Brésil.

par

Manfred REICHEL

Avec les planches 2 à 6 et 15 figures dans le texte[1].

SOMMAIRE.

[1] Ce travail a obtenu de l'Université de Neuchâtel, en 1925, le prix Léon DuPasquier.

INTRODUCTION

Le Silure qui fait l'objet de la présente étude a été découvert en 1903 par le naturaliste suisse Goeldi, dans une citerne de l'île de Marajò, à l'embouchure de l'Amazone [1].

C'est au 6me Congrès international de Zoologie, tenu à Berne en 1904, que ce savant fit part de sa découverte. Il donna du Poisson une brève description, indiqua l'intérêt que présentent ses particularités et exprima le vœu qu'il soit un jour étudié en détail.

Deux années plus tard, la dite citerne fut vidée complètement, son propriétaire, le Dr Vincente Chermond Miranda y retrouva 4 *Phreatobius.* Il les remit à M. Goeldi qui put les conserver quelques semaines dans un bocal rempli d'eau de citerne et essaya de les apporter vivants en Europe; mais le froid de nos latitudes fit périr les 2 premiers exemplaires, et les 2 autres, une goutte de formol, tombée malencontreusement dans le bocal. M. Goeldi remit à M. le professeur Fuhrmann tous les *Phraetobius* qu'il possédait: au total 6. M. Fuhrmann en envoya un au savant ichthyologue américain H. C. Eigenmann et conserva les 5 autres, après en avoir mis 2 en coupes minces. Il fit paraître deux notes préliminaires, peu de temps après la découverte du Poisson, l'une dans les *Archives Sc. Phys. et Nat. de Genève*, (4) 20, 1906, l'autre dans les *Verhandlungen d. Schw. Nat.-forsch. Ges. Aarau*, 1905; mais depuis lors, pressé par d'autres travaux, il ne put mettre à exécution son projet d'étude anatomique.

Eigenmann publia, comme annexe à un mémoire sur les *Pygidiidae* de l'Amérique du Sud, une description des caractères externes du *Phreatobius*, accompagnée d'un dessin et d'une photographie.

Telles sont les seules notices existant sur le sujet qui nous occupe. Au cours des 20 ans qui se sont écoulés depuis sa découverte, le *Phreatobius* n'a pas été retrouvé; les 6 exemplaires rapportés par Goeldi sont les seuls que l'on connaisse.

C'est en décembre 1923 que mon maître, M. le professeur Fuhrmann, me confia son précieux matériel: 2 séries de coupes et 3

[1] Cette citerne se trouve à l'intérieur de l'île, au nord de Soure.

spécimens conservés à l'alcool fort. Qu'il me permette de lui exprimer ici ma vive reconnaissance pour ses conseils, pour l'amabilité avec laquelle il mit sa bibliothèque à ma disposition et pour la confiance qu'il m'a témoigné en me chargeant d'une étude qu'il s'était jusqu'ici réservée. Je remercie également M. Th. Delachaux, assistant de Zoologie, des utiles renseignements qu'il m'a donnés à maintes reprises; M. A. Jeannet, géologue, de l'aide si aimablement prêtée dans mes recherches bibliographiques; M. Jean Baer, Dr ès sciences, de l'exécution des microphotographies reproduites ici.

La présente monographie n'a pas la prétention d'être complète. J'ai cherché avant tout à mettre en valeur les caractères les plus typiques de ce curieux Silure aveugle. Son œil dégénéré et ses différents organes de sens forment donc la partie principale du travail. En vue d'établir la position systématique du Poisson, je me suis intéressé, en outre, à sa morphologie externe ainsi qu'à certaines particularités de son squelette.

Il existe aussi bien sur les organes de sens des Poissons que sur les caractères dégénératifs des vertébrés cavernicoles une très abondante bibliographie. Je suis obligé de convenir que je n'ai pas pu consulter tous les travaux relatifs à ces matières. La liste bibliographique ci-jointe ne comprend que ceux dont j'ai pris connaissance.

CHAPITRE PREMIER

Morphologie externe.

Le *Phreatobius cisternarum* est un Poisson de très petite taille présentant tous les caractères propres aux Siluridés. Son corps extrêmement allongé, sa queue empennée sur presque toute sa longueur lui donnent toutefois un aspect si particulier qu'on ne voit pas dès l'abord à quelle division du groupe le rattacher. Ce point de systématique ne peut être fixé qu'après un examen approfondi des caractères anatomiques, aussi en renvoyons-nous la discussion à la fin de ce travail.

Les photographies et les dessins qui accompagnent cette étude nous dispenseront de nous étendre longuement sur l'aspect extérieur du *Phreatobius*. Nous voulons cependant donner ici (en traduction) la diagnose que C. H. Eigenmann a établie[1] d'après l'exemplaire et les photographies que lui a transmis M. Fuhrmann. Comme elle a été publiée dans un périodique peu répandu chez nous, la répétition ne nous semble pas superflue.

1. Caractères génériques.

« Origine de la nageoire dorsale à peu près au-dessus de l'origine des ventrales, beaucoup plus près du museau que de la caudale; barbillon maxillaire semblable et à peu près aussi long que les deux barbillons mentonniers et situé plus près des narines antérieures que de l'angle de la bouche; les barbillons mentonniers rapprochés l'un de l'autre mais éloignés de leurs symétriques et placés directement au-dessous du barbillon maxillaire; bouche terminale, large, mâchoire inférieure proéminente; dents de la mâchoire supérieure disposées sur 3 rangs environ, celles de la mâchoire inférieure, sur 2 rangs en son milieu, sur un rang, latéralement; les dents proximales (intérieures) sont les plus grandes et forment des séries très régulières; membrane operculaire s'étendant un peu au-dessus de

[1] C. H. Eigenmann. Memoirs of the Carnegie Museum, vol. 7, N° 5, p. 372, September 1918.

la base des pectorales, étroitement unie à l'isthme, à peu près à mi-distance entre son extrémité postérieure et le bout du museau; premier rayon de la pectorale non épineux; anale très longue, prend naissance sous l'extrémité postérieure de la dorsale, sa longueur, à la base, dépasse le tiers de celle du corps; caudale petite, des rayons accessoires grands et nombreux la réunissent à l'anale et s'étendent sur le dos à la manière d'une nageoire occupant les 2/5 de la longueur totale de l'animal; opercule et interopercule inermes; yeux rudimentaires, voisins des narines postérieures.

« Ce genre se reconnaît à l'allongement simultané de la portion caudale du corps, de la nageoire anale, et de la pratie accessoire de la nageoire caudale, à la position de la dorsale par rapport aux ventrales, au développement des barbillons ainsi qu'à l'absence d'armature operculaire.

2. Caractères spécifiques.

« Le plus grand diamètre vertical tombe dans la moitié postérieure de la tête, à partir de cet endroit, diminution progressive jusqu'à la base de la caudale dont la hauteur à son insertion atteint environ le tiers de celle de la tête; deux paires de barbillons mentonniers n'atteignant pas les pectorales; barbillons maxillaires atteignant à peu près le milieu des pectorales; pectorale courte et étroite, sa longueur dépasse un peu celle de la moitié de la tête; distance du museau à l'origine des ventrales égale aux $^2/_3$ de la portion restante (origine des ventrales à extrémité de la queue); caudale petite, égale aux $^2/_3$ de la longueur de la tête; origine de la dorsale en avance sur celle des ventrales, son dernier rayon se trouve au-dessus de l'origine de l'anale; rayons accessoires supérieurs de la caudale commençant environ au-dessus du début du second tiers de l'anale et n'atteignant pas tout à fait la hauteur des rayons dorsaux; anale jointe aux rayons accessoires inférieurs de la caudale; ventrales un peu plus petites que les pectorales; couleur uniforme. »

Longueur de l'exemplaire reçu de M. Fuhrmann: 40^{mm},5. Tête: 7^{mm} environ; corps: 12^{mm} environ; nageoire dorsale: 7 rayons (d'après photo); anale: 25 rayons environ (d'après photo).

* * *

L'étude à la loupe binoculaire des caractères externes des spécimens dont nous disposions nous a fait voir certains détails qui méritent d'être ajoutés à cette diagnose.

La couleur n'est pas « uniforme », comme on pourrait le croire en ne consultant que les photographies: il existe un pigment mélanique occupant principalement les faces supérieures. Les mélanophores sont le plus abondants sur le front; le vertex et le dos en sont encore assez richement pourvus; ils se raréfient sur les flancs et disparaissent presque complètement des parties ventrales. Ainsi, le *Phreatobius*, conservé dans l'alcool, a une teinte brunâtre passant à l'ocre sur les faces inférieures. Vivant, au dire de GOELDI, il est rouge sang, cette vive couleur le couvrirait tout entier [1]. Elle est due, sans doute, à l'abondance des vaisseaux sanguins du derme, lesquels sont rendus visibles par la transparence de l'épiderme, privé de mélanophores. GOELDI ne parle pas d'une différence de teinte entre les faces supérieures et inférieures. Il est probable, cependant, que le dos est d'un rouge plus foncé que le ventre.

La figure 1 donne une idée de la répartition du pigment de la région céphalique. Les marbrures claires représentent ici des vaisseaux sanguins que le pigment ne recouvre pas. Au voisinage de la nageoire dorsale, elles sont produites par des faisceaux de fibres dermiques qui constituent les mailles du panicule adipeux (voir Pl. 4, fig. 13); elles contiennent également des éléments sanguins. Cette circulation dermique paraît plus abondante au vertex qu'ailleurs; cela tient peut-être au fait quelle est rendue particulièrement apparente par les nombreux chromatophores bordant les vaisseaux. L'indication de GOELDI tendrait plutôt à faire croire qu'elle est uniformément répartie. Nous reviendrons sur ces questions au chapitre consacré à l'histologie de la peau.

Les *barbillons* des exemplaires que nous avons examinés étaient pour la plupart incomplets ou si enroulés sur eux-mêmes qu'il nous fut impossible d'en prendre la longueur exacte; mais d'après

[1] GOELDI parle de cette couleur dans une lettre adressée à M. FUHRMANN en date du 9 mai 1906; voici en quels termes:

« *Phreatobius* ist im Leben lebhaft blutrot; man könnte meinen, er sei etwa durch Blutgenuss als Parasit zu dieser Färbung gelangt. Allein diese ist nicht bloss auf die Ausdehnung des Darmes beschränkt, sondern erstreckt sich über die gesammte Köper-Oberfläche. Ausserdem erhielt sich dieselbe während der ganzen Periode der Gefangenschaft, ohne dass Blut- oder überhaupt irgendwelche andere künstliche Ernährung stattgefunden hatte ».

la photographie, on voit que les mentonniers externes sont aussi longs que les barbillons maxillaires, ils atteindraient environ le tiers des pectorales.

Les *dents* sont portées par l'intermaxillaire et par le dentaire; il n'en existe point sur le vomer. Elles sont noires à leur extrémité libre, saillantes, en brosse, chez les individus conservés (dont la peau est rétractée), mais enfouies presque jusqu'à leur pointe dans celle des individus frais.

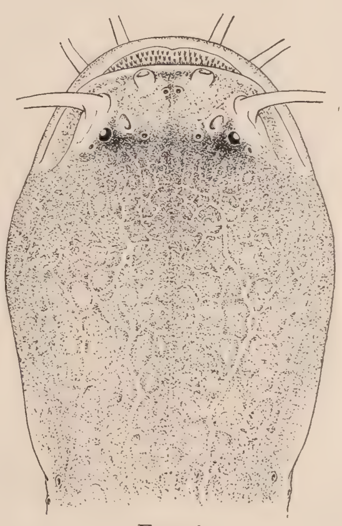


Fig. 1.

Vaisseaux sanguins cutanés et pigmentation de la région céphalique dorsale.

La région pharyngienne porte 4 coussinets dentaires: 1 paire supérieure et une paire inférieure.

Un *repli de la muqueuse buccale* occupe la portion antérieure de l'arc mandibulaire. Il est très visible sur les coupes longitudinales (Pl. 3, fig. 7). La région vomérienne en est également pourvue, mais il est moins développé.

Ces replis sont des sortes de valvules qui s'opposent au retour de l'eau ou des aliments et facilitent ainsi les fonctions respiratoire et nutritive.

La *ligne latérale* ne figure pas dans la diagnose de Eigenmann. En raison du grand intérêt qu'elle présente, nous lui consacrerons un chapitre à part. Elle est, en effet, extrêmement simplifiée et n'occupe que la région céphalique; le dernier pore se trouve au-dessus de la nageoire pectorale, de là jusqu'à la queue on n'en observe plus un seul.

Nageoires.

Pectorales, composées chacune de 4 rayons, bifurqués à partir du deuxième; le premier n'est pas transformé en éperon. Longueur: 2^{mm},5 (exemplaire I).

Ventrales, 4 rayons également, les deux derniers sont bifurqués. Longueur: 2^{mm},2 (exemplaire I).

Dorsale, 7 rayons, les 3me et 4me sont les plus longs, les trois derniers sont bifurqués et peuvent porter à leur base un bourrelet adipeux (exemplaire III).

Anale, 24 à 25 rayons insérés chacun sur une hémapophyse et de longueur à peu près constante à partir du cinquième.

Caudale (fig. 2). La palette terminale du dernier segment vertébral porte 10 rayons qui peuvent être considérés comme « rayons principaux » de la nageoire; les « rayons accessoires » supérieurs et inférieurs commencent aux apophyses neurale et hémale libres de ce dernier segment. Dorsalement, on en compte 50 à 53, environ 2 par somite, ventralement, 22 à 24. Le nombre varie légèrement d'un individu à l'autre; chez l'un (ex. III), il s'élève au total à 85 (10+53+22); chez un autre (ex. II) à 84 (10+50+24).

Ce développement remarquable des parties accessoires de la nageoire caudale est certainement un des caractères les plus saillants du *Phreatobius*. Chez l'*Heptapterus*, Silure appartenant à la famille des Pimélodidés et qui comme nous le verrons plus loin se rapproche du *Phreatobius* sous bien des rapports, les parties accessoires de la caudale sont aussi très développées, mais elles ne portent pas de rayons; ce sont de simples replis cutanés; celui du dos peut être, de ce fait, aussi bien attribué à une adipeuse prolongée jusqu'à la caudale.



Fig. 2.
Squelette caudal.

Si le *Phreatobius* n'a pas d'adipeuse, il possède cependant à la base des rayons accessoires dorsaux un épaississement graisseux très marqué, parfois aussi quelques bourrelets de dimensions semblables à celui qui apparaît dans la dorsale.

La caudale est pigmentée. Les mélanophores s'étendent en se raréfiant jusqu'aux 2/3 de sa longueur. Sa partie accessoire dorsale en possède également mais ils manquent à sa partie accessoire ventrale de même qu'à l'anale; le pectorales et les ventrales en sont totalement dépourvues. La dorsale n'est presque pas pigmentée; le pigment abonde au voisinage de son insertion mais ne se répand pas au-delà du cinquième de sa hauteur.

Voici les dimensions des exemplaires qui avaient été conservés entiers.

Exemplaires	I	II	III
	mm	mm	mm
Longueur totale	42,0	40,0	37,5
» de la tête . .	5,3	5,3	4,6
» du tronc . . .	12,2	12,2	12,0
» de la caudale .	3,2	(2,0)	3,0
Diamètre transversal maximum de la tête . . .	4,1	3,6	3,2

Remarques.

La longueur de la tête est prise du museau (extrémité de la mâchoire inférieure) à l'extrémité postérieure de l'opercule (point où ce dernier se soude à la région scapulaire).

La longueur de la caudale ne concerne que ses rayons.

Les chiffres exprimant le diamètre de la tête sont trop faibles; le long séjour dans l'alcool a légèrement modifié les dimensions transversales, comme on peut s'en convaincre en se référant aux photographies. Les longueurs par contre ne doivent avoir subi qu'une diminution insignifiante.

Le tronc est mesuré de l'opercule à l'anus.

La nageoire caudale de l'individu II est abîmée à son extrémité. Nous n'avons pas sa mesure exacte. Le chiffre 2,0 indique sa longueur réduite (comprise dans les 40^{mm} donnés pour la longueur totale de l'animal).

Enfin, voici dans quel état ces 3 spécimens ont été laissés: Exemplaire I, intact, dans alcool fort; exemplaire II, tête et corps utilisés pour les coupes horizontales, queue intacte, dans tétraline; exemplaire III, intact, dans tétraline.

CHAPITRE II

Peau,
Organes de sens cutanés et Ligne latérale.

La peau du *Phreatobius* est épaisse, riche en cellules sécrétrices et sans écailles, mais elle ne possède pas de villosités comme celle du *Malapterurus*, sa surface est lisse, les organes sensoriels seuls l'accidentent légèrement. Son épaisseur est variable; c'est au vertex qu'elle offre son maximum: 62 μ (derme 10 μ, épiderme 52 μ), un peu en arrière des narines postérieures. Sur les joues, l'occiput et le dos, elle est encore assez forte (54 μ), mais elle décroit sur les flancs et n'est que de 34 μ sur les parties inférieures (derme 8 μ, épiderme 26 μ). Enfin la peau des nageoires, des barbillons et des lèvres est fine, les éléments cellulaires les plus volumineux (cellules en massues) lui font défaut.

Comparée au diamètre transversal de la tête, l'épaisseur de la peau, prise sur les joues, est plus grande chez le *Phreatobius* que chez le jeune Amiure. Les rapports sont les suivants: *Phreatobius* (4 cm.) $\frac{1}{74}$; *Ameiurus* (8 cm.) $\frac{1}{114}$; (Oxner, 1905).[1]

Nous étudierons en premier lieu l'épiderme, puis le derme, enfin les organes de sens cutanés dont la ligne latérale est le type le plus hautement différencié.

Epiderme.

Si l'on excepte les éléments sensoriels, l'épiderme comprend trois genres de cellules:

1. les cellules en massues;
2. les cellules muqueuses;
3. les cellules épithéliales indifférenciées.

[1] Pour une épaisseur de peau = 1, diamètre de la tête = 74 chez le *Phreatobius*, 114 chez l'*Ameiurus*.

Cellules en massues (Pl. 4, fig. 9).

Ces cellules qui n'ont été remarquées jusqu'ici que chez les Cyclostomes et les Physostomes (Salmonides exceptés) présentent chez le *Phreatobius* un développement très considérable. Elles forment à elles seules le gros de l'épaisseur de l'épiderme. Elles sont ovales, par places même sphériques, le nom de « massues » ne leur convient guère. Leur grand axe, presque toujours perpendiculaire à la surface de la peau, peut atteindre 34 μ, leur petit axe 24 μ au vertex, région où elles sont le mieux développées; elles occupent donc les 34/52, soit environ les 2/3 de l'épaisseur de l'épiderme. Mais à cet endroit, elles forment deux couches, alors que partout ailleurs elles n'en forment qu'une. On peut estimer qu'en moyenne leur hauteur équivaut aux 3/4 de celle de l'épiderme. Oxner (1905), après avoir étudié ces cellules en détail chez un certain nombre d'espèces, a conclu, un peu prématurément semble-t-il, qu'elles atteignent, dans tous les genres de Poissons qui les possèdent, environ la moitié de l'épaisseur de l'épiderme [1]. Les espèces examinées par lui avaient toutes une taille supérieure à celle du *Phreatobius*; il se peut donc que s'il avait effectué ses mesures sur des individus plus petits ou même de semblables dimensions son rapport se serait élevé aux 2/3 (ou peut-être même aux 3/4).

Les cellules en massues sont d'habitude binucléées, quelquefois polynucléées. Chez le *Phreatobius*, nous n'avons jamais trouvé plus de 2 noyaux et cela seulement dans les plus grandes d'entr'elles. Ces noyaux ovales atteignent 5,7 μ de longueur, occupent toujours la partie basale de la cellules et se maintiennent tout près l'un de l'autre. Le protoplasme de la cellule est parcouru par des filaments rayonnant autour des noyaux.

La répartition des massues du *Phreatobius* est conforme à celle que Oxner signale pour les espèces qu'il a étudiées [2]. C'est sur les parties supérieures et latérales que ces cellules sont le plus nombreuses; elles commencent à se clairsemer sur le ventre et surtout sur les nageoires qui n'en portent même plus à leur extrémité (les nageoires paires n'en ont qu'à leur base); enfin, les lèvres, les bar-

[1] Wir können daher sagen dass die Höhe der vollkommen ausgewachsenen Kolbenzellen bei allen Gattungen von Fischen in allen Hautregionen unfähr die Hälfte des Epidermisdurchmessers beträgt. (Oxner, *o. c.*, p. 22.)

[2] *Silurus glanis*, *Ameiurus nebulosus*, *Phoxinus laevis*.

billons et la fossette mentonnière n'en possèdent point. Comme nous l'avons dit, par places, sur la ligne médiane, elles se superposent et forment ainsi deux assises mais sans régularité, c'est le cas en particulier au vertex, un peu en arrière des yeux, dans l'espace triangulaire délimité par le bord antérieur des masséters. Nous avons déjà signalé le fait que l'épaisseur de l'épiderme dépend essentiellement du degré d'accroissement de ces cellules. Là où elles font défaut, cette épaisseur se trouve réduite de moitié. Ainsi, sur les pectorales (région moyenne) elle n'atteint que 21 μ.

La fonction des massues, d'après OXNER, est à la fois sécrétrice et protectrice. Chez les Anguilles, par exemple, ces cellules (qui naissent dans la couche de Malpighi) sont peu à peu amenées à la surface et là, elles éclatent, déversant à l'extérieur tout leur contenu, devenu muqueux. Comme la membrane fait défaut, c'est la cellule entière qui est évacuée. Ce phénomène contribue à lubréfier le corps de l'animal. Il se produit aussi chez les autres Poissons porteurs de cellules en massues, mais d'une manière beaucoup moins abondante; souvent même cette sécrétion n'est qu'accidentelle. La fonction protectrice, en revanche, est constante. Les massues donnent à la peau une plus grande résistance et en cas de blessure, ce sont elles qui forment l'élément principal du tissu cicatriciel.

Cellules muqueuses (Pl. 4, fig. 9, 12 et 14).

Ces cellules appelées aussi caliciformes (allemand: Becherzellen) sont surtout abondantes dans la cavité buccale et au-dessus de la lèvre supérieure, leur fréquence est moindre sur le reste du corps. Comme le montre la figure, elles ne sont pas disposées régulièrement. Les tentacules de même que les nageoires n'en portent qu'à leur base. Sur le dos, on en compte en moyenne 1250 par mm². Elles ont une forme d'ampoule ouverte à la surface de la peau. Nous n'en avons vu que très peu en voie de formation, c'est-à-dire encore entourées de toutes parts par les cellules épidermiques. La masse protoplasmique forme calotte au gros bout de la cellule. Leur taille varie peu; elles mesurent en moyenne $12 \times 15\,\mu$; (maximum $13 \times 17\,\mu$).

Cellules indifférenciées (Pl. 4, fig. 9, 12 et 14: c. ép.).

Nous désignons sous ce terme toutes les cellules qui entourent celles que nous venons de décrire. Elles forment à la base de l'épi-

derme une assise continue (couche de Malpighi ou de prolifération). Celles qui se trouvent entre les massues sont fortement aplaties, leur noyau même peut prendre la forme d'une semelle; enfin celles qui constituent la zone externe de l'épiderme affectent des formes variées comme l'on peut en juger d'après les figures; la plupart sont aplaties. Le noyaux des cellules indifférenciées peut atteindre la taille de celui des massues.

Derme.

Le derme forme une couche fibreuse assez dense, stratifiée, épaisse en moyenne de 9 μ. C'est dans la région dorsale qu'il est le mieux développé; ses fibres s'organisent en faisceaux constituant les mailles du panicule adipeux dont nous avons déjà parlé. Les chromatophores s'insinuent parfois entre ses strates les plus profonds mais on n'en trouve jamais au-dessus de lui, c'est-à-dire dans l'espace très étroit qui le sépare de l'épiderme (comme c'est le cas chez l'Amiure).

Les cellules pigmentaires dont nous avons déjà signalé la présence (chapitre I), sont exclusivement des *mélanophores*. Elles occupent le tissu conjonctif infradermique et, en très petit nombre, la région subdurale, en particulier sous la fontanelle. Leur diamètre peut atteindre 70 μ environ. La plupart sont mononucléées. Nous n'avons trouvé que très rarement des individus binucléés (voir Pl. 4, fig. 13) et jamais de figure caryocinétique. Le noyau occupe généralement le centre de la cellule et les grains de mélanine se disposent autour de lui d'une manière rayonnante, en chaînettes, mais sans grande régularité; noyau ovale et non réniforme comme ceux décrits par Murisier (1921) chez la Truite. Sa longueur s'élève à 7,2 μ (celui de la Truite atteint 12 μ). Il y a tantôt une, tantôt deux masses nucléolaires toujours très visibles.

La figure 13 (Pl. 3) montre un fragment de peau pris dans la région dorsale, un peu au-devant de la nageoire. Il est vu par sa face interne. Les chromatophores les plus proches du derme sont plus étalés que ceux de la profondeur. L'étalement se produit en règle générale parallèlement à la surface de la peau mais au voisinage des faisceaux dermiques du panicule adipeux, comme on le voit,

quelques mélanophores se développent perpendiculairement aux autres .

Les mélanophores uninucléés se retrouvent essentiellement chez l'embryon. Leur présence, chez le *Phreatobius* tient peut-être à la petite taille de ce Poisson, mais il se peut aussi qu'elle soit l'indice d'une pigmentation récente, accidentellement acquise. En effet, les exemplaires que nous avons examinés ont été tenus quelques semaines en aquarium. La lumière qu'ils ont reçue durant ce court séjour hors de leur citerne a peut-être suffi pour les pigmenter. Ainsi leurs mélanophores n'auraient pas encore acquis le développement que ces cellules présentent chez les Poissons qui en sont normalement pourvus. On sait que la lumière est capable de produire une pigmentation assez rapidement. Un séjour de quelques mois hors des grottes y suffit. C'est le cas chez le Protée, mais sa peau se pigmente très irrégulièrement et selon les observations de Spandl (1925) on constate, dans une série d'individus soumis aux même éclairement, de fortes divergences. Chez nos *Phreatobius*, rien de semblable: tous sont pigmentés au même degré et tout à fait harmonieusement (voir chapitre I, p. 290). Cette coloration nous paraît donc faire réellement partie des caractères du Poisson. L'animal vivant étant rouge sang, elle aura pu facilement échapper à Goeldi qui de plus ne se sera probablement pas servi du microscope binoculaire.

Eigenmann (1918) ne parle pas de coloration pigmentaire dans sa diagnose; il dit simplement « color uniform ». Nous croyons cependant que l'exemplaire qu'il a décrit possédait une pigmentation semblable à celle des nôtres, c'est-à-dire limitée aux parties supérieures. En effet, sur la tête et le dos du *Phreatobius* figuré par cet auteur (en dessin) dans son mémoire sur les Pygidiidés, quelques marbrures sont indiquées; or ces marbrures sont produites comme nous l'avons dit (chapitre I) par les vaisseaux sanguins cutanés lesquels ne sont visibles qu'aux endroits où ils sont bordés par des mélanophores.

Organes sensoriels.

Les organes sensoriels de la peau du *Phreatobius* comme de celle de tous les Téléostéens appartiennent à deux systèmes différents

le premier, appelé généralement tactile bien qu'il comprenne aussi les papilles gustatives, est représenté par les terminaisons libres des nerfs cutanés, et par les *bourgeons terminaux* (bourgeons sensitifs) (allemand: Endknospen; anglais: terminal buds); le deuxième comprend tous les organes de la sensibilité rhéotactique: *ligne latérale* et *papilles sensorielles dispersées* innervées par les nerfs (V), VII, IX, X, et dont le centre récepteur se trouve dans le tubercule acoustique de la moelle allongée.

Nos coupes n'étant pas colorées de manière à les rendre apparentes, nous ne pouvons pas dire si les terminaisons nerveuses présentent des particularités intéressantes, si elles sont rares ou abondantes, ni de quelle façon elles s'enchevêtrent. Nous admettrons qu'elles répondent au type habituel et qu'elles fournissent au Poisson qui nous occupe une certaine sensibilité aux pressions localisées (contact de corps durs) et lui transmettent aussi les impressions douloureuses (blessures, etc.).

1. *Bourgeons terminaux.*

Ces organes, très nettement visibles, ont pu être étudiés sans peine. Ils ont comme chez l'Amiure, une forme de poire (voir Pl. 4 et 5: *b*) et occupent la moitié supérieure de l'épiderme à la surface duquel ils font parfois une légère saillie. Une papille dermique les supporte. Leurs dimensions moyennes sont: hauteur, 30 μ; largeur, 22 μ. Mais ils peuvent atteindre 40 × 26 μ. (Chez un jeune Amiure de 5 cm., ils ont 70 à 80 μ de longueur.) Leur structure n'offre pas de particularités nouvelles. On constate simplement qu'en raison de leur petite taille, ils ne possèdent qu'un nombre très restreint de cellules. Les cellules sensorielles, c'est-à-dire à bâtonnet (Bugnion, 1873), occupent le centre de l'organe et sont entourées de cellules de soutien, fusiformes, très allongées; enfin, tout autour, les cellules épidermiques se trouvent un peu comprimées (voir coupes horizontales, Pl. 4, fig. 14). Pour les détails de structure, nous renvoyons en particulier aux excellents travaux de Herrick (1901, 1903 *a*, *b*) et de Dogiel (1886).

C'est sur les barbillons que les bourgeons terminaux sont de beaucoup le plus abondants. Une coupe transversale, pratiquée dans la moitié basale d'un barbillon mentonnier, peut en présenter jusqu'à 4 à la fois. Les lèvres et la muqueuse buccale en sont

encore richement pourvus, mais sur le reste du corps ils sont beaucoup moins densément répartis. On les trouve jusque sur la nageoire caudale, irrégulièrement disposés, tantôt rapprochés, tantôt espacés les uns des autres, et un peu plus fréquents sur le dos que sur le ventre.

On accorde généralement aux bourgeons terminaux une fonction aussi bien tactile que gustative. Pour PERRIER, par exemple, le bourgeon buccal serait gustatif, le bourgeon épidermique tactile. Mais, comme nous avons pu nous en convaincre encore, ces deux bourgeons sont identiques; de plus, des expériences, faites sur l'Amiure, ont prouvé que le goût peut avoir son siège dans la peau, à n'importe quel endroit. Il est donc plus naturel d'admettre que tous les bourgeons sont gustatifs. Leur rôle tactile, autant que nous sachions, n'a pas encore été démontré expérimentalement; il leur est attribué, semble-t-il, uniquement parce que ce sont des organes cutanés. On crut cependant voir une confirmation de cette double fonction dans le fait que chaque bourgeon reçoit deux sortes de terminaisons nerveuses [1]: les unes sont pelotonnées à la base de l'organe, les autres se ramifient autour des cellules sensorielles; mais cette structure se retrouve dans les bourgeons gustatifs du Lapin [2], bourgeons que l'on a toujours considérés comme ayant une fonction unique. Enfin, les terminaisons du deuxième type sont répandues dans tout l'épiderme (voir plus haut). Cette soi-disant preuve anatomique n'est donc pas bien certaine. Nous estimons que le Poisson pourvu d'un sens rhéotactique affiné n'a guère besoin que d'un toucher diffus. Le goût, par contre, en le renseignant à distance sur la présence de ses proies peut lui être d'une utilité bien supérieure, surtout s'il est privé de la vue. Aussi sommes-ous enclins à attribuer aux bourgeons terminaux une fonction exclusivement gustative.

2. PAPILLES RHÉOTACTIQUES.

A côté des bourgeons terminaux, on observe dans l'épiderme de tous les Téléostéens des organes des sens un peu plus volumineux,

[1] Etabli par DOGIEL pour les b. terminaux de l'*Esturgeon*.
[2] Etudes de E. JACQUES.

formés également d'un faisceau de cellules à bâtonnets et de cellules de soutien, mais appartenant au système rhéotactique. On les désigne le plus souvent par le terme de mamelons sensoriels parce qu'ils s'élèvent en général au-dessus du niveau de la surface de la peau. Chez les Silures, comme l'a reconnu Herrick (1903 *a*, *b*), ces organes se présentent sous deux aspects: 1° celui du *mamelon* proprement dit (type superficiel); 2° celui de *fossettes* ou puits (type profond). Cet auteur ayant remarqué entre eux surtout une différence de taille, avait appelé les premiers « *large pit organs* » et les seconds «*small pit organs*». Cette différence n'est pas assez marquée chez le *Phreatobius* pour qu'il nous soit possible de traduire simplement ces termes. Nous conserverons le nom de mamelons aux organes superficiels et appellerons « fossettes » les organes enfoncés. (Nous ne les avons trouvés mentionnés jusqu'ici que dans le travail de Herrick portant sur l'*Ameiurus nebulosus*.) Ces organes offrent l'un et l'autre un caractère qui les distingue immédiatement des bourgeons terminaux: c'est la présence d'un petit cratère à leur extrémité libre. Leurs cellules sensibles aboutissent au fond d'une dépression de la couche externe de l'épiderme; ainsi les poils sensoriels ne baignent pas en eau libre, si l'on peut dire, mais dans une petite vasque. Ce caractère est présent même dans les mamelons les plus saillants; il s'exagère naturellement dans les organes enfoncés, comme on peut en juger d'après les figures (Pl. 4, fig. 9 et 11).

Les mamelons, chez le *Phreatobius*, ne dépassent que de très peu la surface de l'épiderme, mais comme celle-ci offre autour d'eux une dépression circulaire, ils paraissent former tout de même une petite éminence. Leur base, toujours élargie, repose sur le derme, ils embrassent ainsi toute l'épaisseur de l'épiderme. Les cellules sensibles, cellules à bâtonnet, diffèrent de celles des bourgeons terminaux par un noyau plus volumineux, moins allongé et moins riche en chromatine. On en compte en moyenne 4 par organe (voir coupe parallèle à la surface de la peau, fig. 14), les cils sensoriels paraissent très courts (ils sont du reste rarement visibles). Les cellules de soutien ont leurs noyaux à la base de l'organe; elles s'insinuent entre les cellules sensibles et forment autour d'elles une assise continue (cellules tectrices fusiformes, Bugnion, 1873), leur extrémité distale constitue les parois du cartère. Un espace lymphatique existe toujours autour de ces tectrices. L'Amiure le possède et dans les mamelons des « tactiles ridges » de l'*Amblyopsis*

spelaeus, il acquiert des dimensions remarquables. (Nous verrons plus loin que les taches sensorielles des canaux céphaliques en sont pourvues également.) Autour et au-dessus de l'espace lymphatique, on remarque une nouvelle assise de cellules tectrices qui forment la saillie du mamelon.

Le nerf traverse le derme puis chemine dans le tissu conjonctif. Nous ne l'avons pas suivi jusqu'au cerveau (cette recherche, étant donné la faible coloration des nerfs, demande un temps considérable). Pourtant, il eût été intéressant d'examiner par régions l'innervation des papilles rhéotactiques et de voir en particulier, si les ramifications d'un nerf donné se rendent indifféremment aux fossettes et aux mamelons. Pollard (1892) n'a figuré que l'innervation de ces derniers; mais comme les fossettes se trouvent très souvent dans leur voisinage immédiat, il est très probable qu'elles dépendent des mêmes nerfs.

La répartition des mamelons (voir fig. 3) est assez irrégulière. Ils ne se disposent pas en chainettes comme chez les autres Silures, mais suivent approximativement le tracé des canaux céphaliques (au vertex p. ex.). Dans la région thoracique, ils prolongent la ligne latérale mais bientôt, se dispersent en s'espaçant de plus en plus, et deviennent très rares dans la moitié postérieure du corps. Enfin, la symétrie bilatérale n'est qu'approchée, on ne peut même plus en parler pour la région caudale, où les organes sont disséminés sans aucun ordre. Le nombre des mamelons est relativement élevé, pour un Poisson de si petite taille. Nous en avons trouvé 20 sur la moitié droite de la tête (du museau au dernier pore). En supposant que du côté gauche il en possède autant, malgré la dissimétrie, cela fait au total 40. Pour le corps, soit du dernier pore à l'anus, nous en comptons $15 \times 2 = 30$. Enfin, la région caudale n'a pu être examinée à fond à ce point de vue; nous estimons à 10 au maximum le nombre total des mamelons (le dernier occupe la base de la nageoire). Ainsi, l'animal entier se trouve avoir 80 de ces organes dont la moitié occupe sa tête.

Les fossettes (Pl. 4, fig. 8 et 10), nous l'avons vu, se distinguent au premier abord des mamelons par leur situation. Elles créent, en effet, une légère invagination de l'épiderme dans le derme. Le cratère, cette fois, ne communique plus avec l'extérieur que par une cheminée évasée dont la longueur équivaut, en moyenne, à l'épaisseur de l'épiderme. L'organe proprement dit n'est pas tou-

jours enfoncé au même degré dans le derme: ainsi aux endroits où le tissu infradermique est très mince, l'invagination se réduit à peu de chose tandis qu'elle est très prononcée là où ce tissu abonde. (Comparer p. ex. Pl. 4, fig. 8, fossette mentonnière, avec fig. 10, fossette du vertex.)

Les cellules sensorielles sont toujours plus courtes que celles des mamelons (environ 2 fois), mais leur nombre est à peu près le même. Elles ont un gros noyau sphérique, très pauvre en chromatine et dont le nucléole est toujours nettement visible. Les poils sensoriels ne se voient que sur certaines coupes où ils apparaissent agglutinés en un faisceau épais. Des cellules de soutien se montrent également entre les cellules sensibles. L'espace lymphatique fait défaut mais on trouve parfois un capillaire circulant dans les parois de la base du tube.

Les fossettes occupent sur la tête les mêmes régions que les mamelons. Elles s'alignent assez régulièrement sur la mâchoire inférieure et sur les arcs branchiostèges. Sur le corps, elles sont disséminées sans ordre. Leur nombre total atteint presque le double de celui des mamelons; voici les chiffres trouvés:[1] tête, 104; tronc, 34; région caudale, environ 12 si l'on estime un rapport de fréquence égal à celui qu'ils offrent sur le tronc. Nous obtenons ainsi un total de 150. L'extrême irrégularité de la répartition de ces organes ne nous permet pas d'envisager ces chiffres comme une caractéristique de l'espèce. L'individu coupé longitudinalement nous a fourni pour la tête un total plus élevé et avec un rapport numérique différent entre les mamelons et les fossettes. Il possède relativement plus de mamelons (74) et moins de fossettes (86) que son congénère. Le nombre total des organes latéraux de sa tête s'élève donc à 160, tandis qu'il n'est que de 144 (104 + 40), chez celui que nous avons étudié en premier lieu.

Enfin, voici, résumé en un tableau, le dénombrement des papilles rhéotactiques de l'exemplaire figuré ici:

	Tête	Corps	Queue	
Mamelons	40	30	10	80
Fossettes	104	34	12	150
Nombre total des organes				230

[1] Comme précédemment, seule la moitié droite de la tête a été examinée; nous supposons la moitié gauche pourvue d'un nombre égal de ces organes.

Ligne latérale.

Nous avons signalé déjà (chapitre I) son extrême réduction. Elle ne comprend, en effet, que des canaux céphaliques se prolongeant quelque peu au-dessus des nageoires pectorales. Le dernier pore qui chez les Silures de plus grande taille se trouve à la racine de la caudale est ici dans la région scapulaire. Comme la ligne latérale se développe d'avant en arrière, nous avons ici l'exemple du maintien d'un état juvénile et non d'une atrophie. Beaucoup de petites espèces de Téléostéens [1] conservent toute leur vie un canal latéral incomplet. Ce caractère peut même exister chez des espèces de taille moyenne comme le Hareng. S'il frappe chez le *Phreatobius*, c'est parce que ce Poisson est très allongé. Soit dit en passant, nous ne croyons pas qu'il puisse être mis en rapport avec la vie souterraine (bien qu'on le retrouve chez les Amblyopsidés et les Brotulidés).

Les figures 3 et 4 nous épargneront une description détaillée du tracé des canaux. On voit qu'ils se divisent en 2 paires soit 4 tronçons entièrement séparés les uns des autres. La paire supérieure est formée par le « *canal principal* » avec, en avant, sa portion *supra-oculaire* et en arrière, sa *portion scapulaire* représentant le début de la ligne latérale proprement dite. Le premier pore se trouve au côté interne de la narine antérieure; le 2me un peu en arrière de la narine postérieure; le 3me, derrière l'œil et son canalicule forme l'amorce du canal *sub-orbitaire* (beaucoup plus développé chez les autres Silures); enfin 3 pores occupent la région scapulaire à différents niveaux. Le plus bas situé appartient à une petite ramification de la ligne latérale qui peut en compter 5 à 10 chez des espèces plus grandes. Les canaux de la paire inférieure répondent aux *operculo-mandibulaires*, mais comme on voit, ils sont uniquement « *mandibulaires* », la partie portée par l'opercule et qui le plus souvent s'unit au canal principal, fait défaut. Ces canaux portent chacun 4 pores.

Une ligne latérale de ce type représente un schéma des principales directions que suivent les canaux céphaliques. Les complications

[1] *Phoxinus laevis*, *Rhodeus amarus*, *Heptapterus eigenmanni*, *Pareiodon microps*, etc.

apparaissent chez les Poissons de plus grande taille ne les modifient pas.

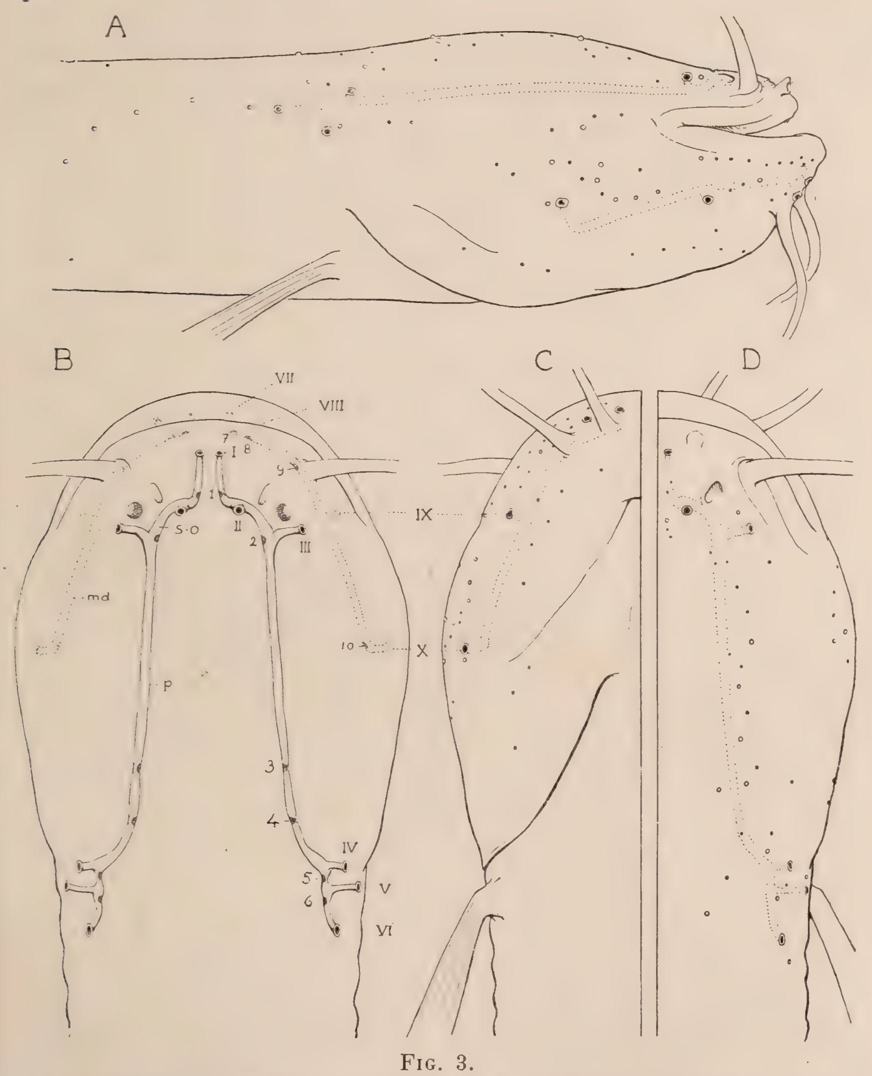


Fig. 3.

Ligne latérale et papilles rhéotactiques. — A, C et D : répartition des mamelons (∘) et des fossettes (.) sur la moitié droite de la tête. — B : *md* = canal operculomandibulaire, *p* = canal principal, *s-o* = canal susorbital; pores en chiffres romains, papilles des canaux en chiffres arabes.

En raison du grand développement des masséters, le canal principal se trouve assez profondément situé. Il pénètre dans l'os frontal

après avoir traversé dans toute sa longueur le tissu conjonctif sous-cutané du plafond des capsules nasales. Du frontal, il passe dans le squameux et se trouve ainsi ramené vers la surface du corps. Les branches aboutissant aux pores scapulaires ont une gaine de cartilage partiellement ossifié.

Les pores ont tous à peu près le même diamètre, soit 38 μ ($0{,}038^{mm}$). Ils sont maintenus béants par un anneau fibreux. Il n'existe pas, à l'orifice, de sphinctère d'occlusion. Le Poisson ne peut ni règler l'entrée de l'eau ni empêcher celle des corps étrangers. (Ce dernier cas ne doit guère être fréquent eu égard à la petitesse de ces pores.) Le diamètre des canaux varie, mais dans de faibles proportions (voir fig. 3), où ces variations ont été notées aussi exactement que possible. On peut l'estimer en moyenne à 50 μ.

Les canalicules aboutissant aux pores adoptent chacun une direction particulière. Ceux des pores I et I' sont longitudinaux, ceux des pores II et II' verticaux, ceux des pores III et III' transversaux; ceux des pores mandibulaires et scapulaires ont des directions obliques par rapport aux précédentes. Cette diversité d'orientation doit favoriser l'enregistrement des courants qui viennent frapper le Poisson. De quel côté qu'arrive le flux, il sera capté, c'est-à-dire reçu de front par une des ouvertures du système latéral.

Il existe en tout 20 pores (2×10 symétriquement placés); 14 appartiennent à la tête, 6 à la région scapulaire: $[2(3+4) + (2 \times 3)]$. L'*Heptapterus eigenmanni* (fig. 4) en possède déjà 56, soit 40 sur la tête et 16 sur le corps. (Sur ce dessin nous avons marqué d'une croix les pores qu'on peut considérer comme les homologues de ceux du *Phreatobius*.)

Un examen de quelques Silurides nous a permis de dresser un petit tableau comparatif du nombre de pores. Nous y avons inclus les données recueillies dans les travaux de ALLIS (1904), COLLINGE (1895) et POLLARD (1892). On peut constater que chez les Silures typiques: *Silurus*, *Amiurus*, *Pimelodus*, il se maintient, pour la tête, autour de 50. Les Pimelodes présentent souvent la particularité d'avoir des canaux ramifiés à leur extrémité, c'est pourquoi le nombre de leurs pores peut s'élever assez haut. D'autre part, ce nombre dépend en partie de la taille de l'animal. La ligne latérale progresse assez lentement sur les flancs, du moins chez l'Amiure; chez un jeune individu de 3,5 cm., elle n'atteint à peine le milieu

du corps et ne compte que 6 paires de pores, chez un individu de 9,6 cm., elle n'est pas encore arrivée à la base de la caudale mais possède déjà 25 paires de pores. Sur la tête, il en est tout autrement, le petit exemplaire a déjà presque le nombre normal. L'accroissement du Poisson ne semble le modifier que fort peu. On peut même à ce point de vue comparer l'*Heptapterus* au *Malapterurus*; tous deux ont 40 pores céphaliques bien que le premier n'ait que

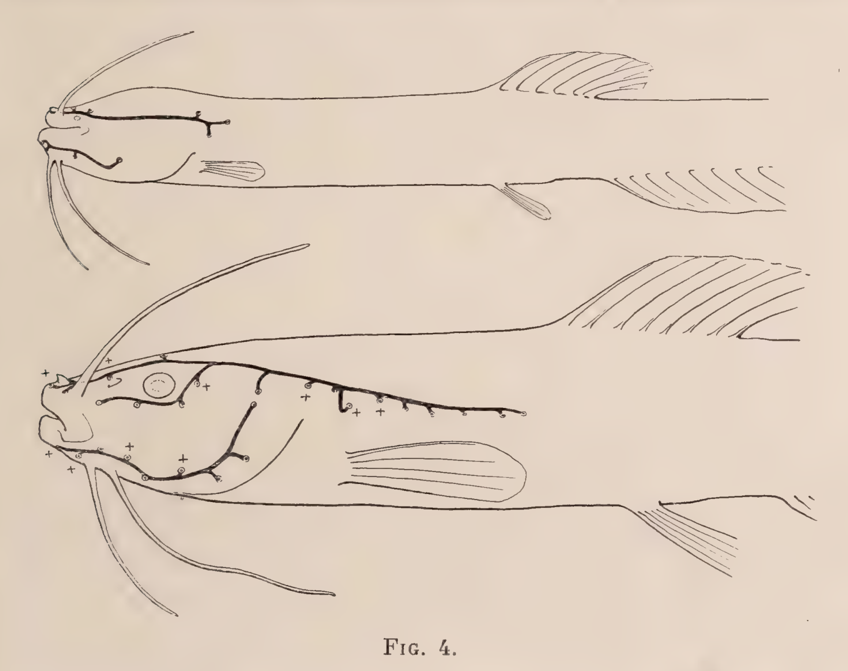


Fig. 4.

Ligne latérale, A du *Phreatobius*, B de l'*Heptapterus* (× 4,5). Les croix indiquent les pores homologues.

0,9 cm. de longueur de tête contre 4,3 pour le second, mais ce dernier a des pores latéraux 10 fois plus nombreux. Le *Pareiodon* a une ligne latérale très réduite, encore à l'état de gouttière sur la plus grande partie des flancs; sa branche operculo-mandibulaire fait défaut et il existe au vertex un pore impair. Enfin, nous avons ajouté à cette liste l'*Amblyopsis*, dont la ligne latérale est réduite à une paire de canaux céphaliques, ne possédant qu'un seul pore, très petit, au-dessus de l'opercule. Ces canaux sont larges et riches en organes de sens. Cette ligne latérale rappelle celle des Macrurides, cités plus haut.

Espèces	Nombre de pores			
	Longueur	Tête	Corps	Total
Phreatobius cisternarum .	4,0	14	6	20
Heptapterus eigenmanni .	6,0	40	16	56
Pimelodus sp. (Collinge) .	—	64	—	—
Ameiurus nebulosus . . .	3,5	44	12	56
» »	4,1	46	18	64
» »	7,0	46	24	70
» »	9,6	46	50	96
Silurus glanis (Allis) . .	—	50	—	—
Saccobranchus fossilis . .	15,3	32	80	112
Clarias angolensis . . .	13,0	34	—	—
» *melanoderma* . .	24,0	36	78	114
» *sp.* (Pollard) . .	—	36	—	—
» *sp.* (Collinge) . .	—	40	—	—
Callichthys sp.	—	28	—	—
Malapterurus electricus .	24,0	40	156	196
Pareidon microps . . .	12,0	13	16	29
Amblyopsis spelaeus . .	8,0	2	0	2

Chez le *Phreatobius*, à chaque pore correspond une papille sensorielle (voir sur le dessin fig. 3; les numéros d'ordre en chiffres arabes: organe 1 correspond au pore I, etc.). Cette papille ne se trouve pas nécessairement dans le voisinage immédiat du pore; elle peut en être même très éloignée (par ex. papille 3). Elle occupe toujours le canal profond entouré d'os ou de cartillage, jamais le canalicule fibreux. Les papilles 1, 2 et 3 sont en arrière du pore qui leur correspond; les papilles 4, 5 et 6, en avant. Dans le canal operculo-mandibulaire la papille 7 est seule en arrière. Ces organes rétrécissent toujours la lumière du canal bien que parfois les parois de celui-ci s'élargissent à leur niveau (Pl. 5, fig. 16). Au point de vue cytologique, nous retrouvons dans les papilles les éléments structuraux des mamelons. Les cellules ciliées y sont cependant moins nombreuses de même que les cellules de soutien dont les noyaux occupent, en rang serré, la base de l'organe. L'espace lymphatique de Leydig (1879) est toujours présent. Au-dessus de l'organe, la paroi du tube est épaissie par une assise cellulaire supplémentaire faisant suite à celle qui porte les éléments sensoriels. Cette assise

peut contenir un certain nombre de cellules muqueuses de petite taille (voir organe 5, Pl. 4, fig. 19). Enfin dans ce même organe, on remarque des noyaux sensitifs déformés, paraissant contractés et des corps noirâtres, étoilés, pareils à ceux que Leydig a décrits sans se prononcer sur leur nature. Il les nomme « eigenartige eckige Kerne ». Serait-ce des noyaux dégénérés ? La figure 19 (pl. 5), dans ce cas, montrerait divers stades de réduction.

La papille repose sur un coussinet conjonctif. Pfüller (1914), dans son travail sur les Macrurides, mentionne ce coussinet comme caractérisant les organes céphaliques de ces Poissons. Ici, il existe sous chaque papille, les scapulaires le possédent aussi. Le même auteur trouve des cellules ganglionnaires entre les cellules de soutien et les cellules sensibles, sans relever la nouveauté de cette constatation. Pourtant, d'après Plate, les cellules ganglionnaires seraient toujours extérieures à l'organe, c'est-à-dire en dehors du tissu épithélial auquel il emprunte ses éléments. Elles occupent les ganglions des nerfs de la ligne latérale. On peut donc se demander si l'observation de Pfüller est exacte. Nous n'avons pas trouvé dans les organes du *Phreatobius* des cellules capables d'être regardées comme telles.

La figure 16 (Pl. 5), représentant une coupe longitudinale du début du canal supra-orbitaire avec le pore I et la papille 1, donne en même temps un résumé des 3 organes qui ont été décrits. Leurs dimensions relatives ont été respectées. On voit que la papille du canal est de beaucoup la plus volumineuse. Les noyaux des cellules sensitives ont été indiqués en hachures croisées. Notons enfin la gaine d'ostéocartilage qui entoure ce canal jusqu'à peu de distance du pore, et son élargissement au niveau de la papille.

Fonction des organes latéraux.

Il n'entre pas dans le cadre de cette étude d'exposer en détail la question encore débattue du fonctionnement des organes latéraux. Nous en dirons cependant quelques mots ne serait-ce que pour signaler les résultats de certaines expériences faites à ce propos par Hofer (1907), résultats encore peu connus semble-t-il bien qu'ils aient une importance de tout premier ordre.

En qualifiant ces organes de *rhéotactiques* nous avons indiqué

déjà qu'ils enregistrent les mouvements de l'eau. Ce rôle toutefois, n'est pas le seul qui leur soit attribué. Tout récemment encore, nous avons lu dans « la Pêche Illustrée » un article exposant que la ligne latérale renseigne le Poisson non sur les courants, mais uniquement sur les ébranlements de l'eau (vibrations lentes créées par la chute d'un corps quelconque). A l'appui de cette thèse l'auteur [1] de ce travail invoquait les expériences de Parker (1904) qui, en effet, avaient abouti à ce résultat un peu surprenant. Il ignorait sans doute celles de Hofer qui, deux ans plus tard, restaurait la thèse rhéotactique en démontrant que les courants dont s'était servi Parker étaient trop forts puisqu'ils entraînaient le Poisson lequel, grâce au fonctionnement de son labyrinthe resté intact (les organes latéraux avaient été cautérisés) était averti de leur présence. Ses expériences menées avec beaucoup de soin, l'avaient amené aux conclusions suivantes:

« Les courants qui viennent frapper le corps du Poisson sont l'excitant propre des organes latéraux. Pour le prouver expérimentalement, il faut n'utiliser que des courants très faibles afin que le labyrinthe ne soit pas impressionné. »

« Les organes latéraux ne sont excités ni par l'attouchement de corps durs (ils n'appartiennent pas à la catégorie des organes du tact), ni par le changement de la pression hydrostatique, ni par les ébranlements de l'eau quelle que soit la fréquence des ondes produites. »

« Seules les pressions adoptant une direction déterminée pendant un certain temps (« Konstante Druckreize ») excitent les organes latéraux. »

« Enfin, l'excitation résulte probablement de la flexion des cils sensoriels sous l'effet du déplacement du mucus contenu dans les canaux. »

Hofer ne distingue pas, au point de vue fonctionnel, les divers types d'organes décrits plus haut. Nous estimons que chacun a un rôle correspondant à sa situation et à sa structure. Ainsi les organes périphériques (mamelons) permettront au Poisson de percevoir les perturbations résultant par exemple du déplacement d'un petit crustacé ou de n'importe quel être aquatique nageant dans son

[1] P. Bertin. *La ligne latérale des Poissons.* La Pêche Illustrée, N. S., N° 61, mai 1926.

voisinage. Les papilles enfouies dans des canaux seraient influencées seulement par les courants plus étendus et de plus longue durée (les « Konstante Druckreize » de HOFER). Les fossettes répondent-elles à une spécialisation fonctionnelle ? Nous l'ignorons. Il faudrait l'expérimenter mais à cela s'opposent de très grosses difficultés. Ils se peut que les organes superficiels comme les mamelons [1] subissent par le frottement continuel de l'eau, une certaine anesthésie et que c'est pour y échapper qu'ils ont la tendance à s'enfoncer. La fossette, intermédiaire entre le canal et le mamelon réaliserait donc un type plus parfait, plus utile à tous points de vue.

HOFER est peut-être trop absolu en ce qui concerne les ondes. Il semble en effet que les canaux latéraux fermés tels qu'ils se présentent chez les Macrurides et les Amblyopsidés (voir plus haut), doivent être sensibles jusqu'à un certain point aux mêmes excitants que le labyrinthe.

Enfin notons que très probablement ils ressentent, comme ce dernier, les effets d'accélération ou de retard dans la locomotion du Poisson. Ils ne possèdent pas de stalolithes, mais c'est la colonne de mucus qui, grâce à son inertie, se déplacera dans un sens ou dans l'autre suivant le cas.

Nous adoptons ici la thèse rhéotactique qui nous paraît de beaucoup la plus satisfaisante mais sans exclure la possibilité dans certains cas d'une sensibilité aux ondes [2].

[1] Les mamelons que nous avons décrits ont déjà leurs cils sensoriels protégés mais cette disposition n'est pas réalisée partout (voir Amphibiens par exemple).

[2] ESCHER (1925), dans un récent travail portant sur les organes latéraux des Amphibiens, admet les deux thèses. Il dit : Seitenorgane sind mechanische Sinnesorgane, bestimmt zur Wahrnehmung von Wasserströmungen und Schwingungen. Ihre Funktion ist also der der Sinnesorgane des Ohrs ganz ähnlich.

CHAPITRE III

Œil et nerf optique.

L'œil est le seul organe du *Phreatobius* présentant des signes certains de dégénérescence. Nous avons vu qu'il est très petit et recouvert par la peau. Ces constatations, toutefois, ne démontrent pas la cécité. Une étude anatomique et histologique s'impose. Nous l'avons entreprise en nous servant essentiellement des coupes transversales et longitudinales pratiquées sur des individus de même taille et peu de temps après leur capture. Elles nous ont fourni des données remarquablement concordantes. Les coupes horizontales faites sur un exemplaire un peu plus grand, déformé par un séjour de 20 ans dans l'alcool, ne sont pas prêtées à une recherche détaillée, elles ont pu cependant nous éclairer sur certains points.

L'étude histologique d'un organe atrophié offre certaines difficultés lorsqu'on ne peut pas suivre les étapes de sa régression. On se trouve en présence de structures « dédifférenciées » dont l'origine n'est pas aisée à établir. On peut se borner à les décrire, sans les nommer. Nous avons préféré les ranger d'emblée sous des dénominations présumant de leur origine, quitte à faire, au cours de l'exposé, les réserves nécessaires. L'œil des trois *Phreatobius* que nous avons étudiés se trouve sensiblement au même stade dégénératif. Nous n'avons donc aucune idée de son mode de régression. Aussi les pages qui suivent poseront-elles plus de problèmes qu'elles n'en peuvent résoudre. Nous espérons toutefois les compléter plus tard, lorsque le *Phreatobius* aura été retrouvé et que l'on en possédera de jeunes exemplaires.

La très belle étude d'EIGENMANN [1] sur les vertébrés cavernicoles de l'Amérique nous a servi de guide et fourni de précieux sujets de comparaison.

[1] H. C. EIGENMANN. *Cave Vertebrates of America.* Carnegie Institution of Washington, 1909.

Ce chapitre traitera d'abord de l'aspect extérieur de l'œil: situation, dimensions, muscles, puis de sa structure: téguments, assises rétiniennes, appareil dioptrique; enfin du nerf optique dont l'état de dégénérescence est d'un intérêt tout particulier.

Situation.

Il n'existe pas de cavité orbitaire; l'œil est suspendu dans le tissu conjonctif infra-dermique un peu en arrière de la narine postérieure. Il n'adhère pas à la peau. L'épiderme, au-dessus de lui, ne présente ni invagination, ni amincissement et porte même un mamelon sensoriel (voir Pl. 5, fig. 20). Le derme, en revanche, diminue un peu d'épaisseur et dans l'espace qui le sépare de l'œil, les mélanophores font défaut. Bien que dégénéré, et ne s'appuyant sur aucune pièce osseuse, l'œil a conservé une orientation assez bien définie. Sa calotte externe, libre de pigment, laquelle répond à la région cornéenne, regarde obliquement vers le haut et légèrement vers l'avant. L'angle de l'axe focal, sur un plan horizontal, est de 25 à 30 degrés.

Forme et dimensions.

Le globe oculaire est à peu près sphérique. C'est un ellipsoïde à grand axe équatorial. En cela, il se distingue de la plupart des yeux dégénérés qui, d'habitude, se rétrécissent transversalement et prennent un aspect de bulbe ou de figue (voir *Amblyopsis*, *Thyphlichthys*, *Proteus*, etc.).

Mesurés au micromètre sur les coupes transversales, ses diamètres (membranes comprises) atteignent les valeurs suivantes:

	Œil droit	Œil gauche
Sens équatorial	140,8 μ	136,4 μ
Sens focal	132,4 μ	112,2 μ

Les chiffres expriment les diamètres équatoriaux réels tandis qu'ils ne donnent des diamètres focaux qu'une valeur approchée, nécessairement trop élevée. Aucune de nos coupes, en effet, ne passe exactement par le petit axe de l'œil. Cependant on remarquera

que la différence de longueur des deux diamètres est plus accusée à gauche qu'à droite; cela tient au fait que les coupes utilisées n'étaient pas tout à fait perpendiculaires au plan de symétrie de l'animal. Le chiffre 112,2 est très près de répondre à la longueur réelle de l'axe focal de l'œil gauche. On voit en outre qu'il y a une légère différence de taille entre les deux yeux. C'est une anomalie fréquente chez les vertébrés aveugles.

Muscles.

Les muscles de l'œil n'ont laissé aucune trace. Nous avions cru tout d'abord pouvoir leur assimiler les bandes de tissu conjonctif serré qui atteignent le globe oculaire dans sa région équatoriale (voir Pl. 5, fig. 20: faisceau conjonctif); mais en les suivant sur plusieurs coupes, nous nous sommes aperçus qu'elles s'écartent de plus en plus de la région comprise entre l'œil et le crâne. La bande supérieure rejoint l'os frontal sans s'y attacher à la manière d'un muscle, la bande inférieure se ramifie à la base du barbillon maxillaire. Ce ne sont donc que des fibres conjonctives appartenant au tissu infradermique.

L'absence de muscles est une des raisons qui nous portent à croire que l'œil dégénère avant d'atteindre son complet développement.

Eigenmann (1909) a constaté la disparition des muscles oculaires chez le *Typhlichthys subterraneus* (ex. de 20, 25 et 45 ^{mm}). Chez l'*Amblyopsis*, ils subsistent mais leur développement est très variable; chez le *Troglichthys*, leur nombre est réduit, ceux qui restent deviennent en partie fibreux [1].

Enveloppes externes.

L'œil du *Phreatobius* est entouré d'une seule membrane répondant exactement à celle que Kohl a décrite chez l'*Ammocoetes* sous le nom de Scléro-choroïde (Sklerochorioid). Elle se compose unique-

[1] Dans les muscles en voie de dégénérescence, la fibre striée est peu à peu remplacée par du tissu conjonctif.

ment de quelques lames de tissu conjonctif. Le cartilage scléral fait défaut, le pigment choroïdien également. La sclérotique ne se distingue pas de la choroïde. Ces deux assises n'en forment qu'une. Nous ne savons pas si elles sont distinctes à un stade quelconque du développement embryonnaire.

Sur toute la surface du globe oculaire, cette fine membrane ne comprend que 3 à 4 lames conjonctives pour une épaisseur moyenne de 2,5 μ. Elle s'épaissit au voisinage de l'ora serrata. Mais dans la région cornéenne, elle est difficile à délimiter parce que les tissus sous-jacents, dégénérés, ont pris l'aspect de tissus conjonctifs. La vascularisation est réduite à de rares capillaires circulant entre les lames de la sclérochoroïde et la couche pigmentaire rétinienne.

Chez les Silures, les enveloppes de l'œil sont rarement épaisses, la sclérotique ne porte parfois aucun cartilage, mais elle se distingue de la choroïde. Chez le *Phreatobius*, l'extrême finesse des membranes peut être envisagée comme un caractère dégénératif ou comme une persistance d'un état embryonnaire. Le premier cas serait celui de certains Amblyopsidés tels que le *Typhlichthys subterraneus*, le deuxième, celui de l'*Ammocoetes*.

Il ne faut pas oublier enfin, qu'il s'agit d'un œil de très petite taille qui, lorsqu'il fonctionnait encore, n'avait pas besoin d'être soutenu par des téguments très épais. Cependant l'absence d'une choroïde richement vascularisée demeure un caractère anormal visiblement dégénératif.

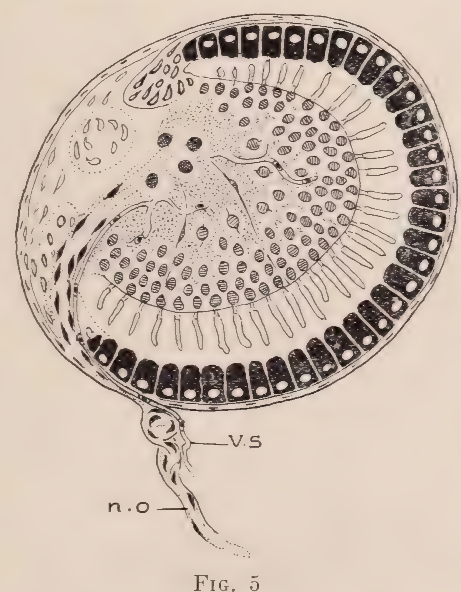


Fig. 5

Œil, coupe méridienne verticale (demi-schématique). En hachures: noyaux des granuleuses; en hachures croisées: cellules ganglionnaires.

Une hypertrophie des enveloppes peut aussi se produire chez les Poissons aveugles (accumulation de cartilage chez le Sélacien:

Benthobatis moresbyi) ou bien la sclérotique ne se rétrécit pas en proportion du reste de l'œil et conserve d'épais cartilages (*Troglichthys*, espèce d'Amblyopsidé). Les espèces aveugles d'une même famille peuvent présenter à cet égard de grandes différences.

Le *Gronias nigrilabris*, seul Silure aveugle dont les yeux aient été décrits, possède, selon COPE [1], une sclérotique cartilagineuse. Il serait intéressant d'étudier à ce point de vue le *Cetopsis* et le *Pareiodon microps*, autres Silures dont les yeux sont très réduits.

RÉTINE.

1. *Couche pigmentaire (tapetum nigrum).*

La couche pigmentaire, considérée sur la coupe la plus voisine de l'axe focal occupe les 2/3 de la circonférence de l'œil. Elle laisse en avant une calotte translucide dont la corde dépasse de beaucoup le diamètre d'une pupille normale, parce que les restes d'iris sont dépourvus de pigment. Elle ne comprend qu'une seule assise de cellules épithétiales dont la base, hexagonale, a 8 à 9 μ de diamètre. Leur hauteur est difficile à préciser, elle atteindrait 13 à 14 μ, si on la limitait à la région remplie de pigment. Mais il se peut que chaque cellule se prolonge entre les cônes et les bâtonnets jusqu'à la limitante externe, comme chez les Poissons normaux. Cette hypothèse, toutefois, nous semble peu probable parce qu'entre ces organes nous n'avons trouvé aucune trace de membranes et jamais de granulations pigmentaires [2]. Ce fait semble indiquer que la vésicule oculaire primitive ne s'est pas fermée entièrement. Les appendices des cellules visuelles pendent alors dans un espace vide séparant les deux feuillets de la rétine, caractère embryonnaire qui

[1] Voir le travail de COPE dans les Proceedings Acad. Nat. Sci. Philadelphie, 1864, p. 231. Référence EIGENMANN.

[2] On peut se demander si chez les Poissons aveugles, habitués à l'obscurité, une migration du pigment rétinien s'effectue encore, lorsque par hasard ils sont mis au jour. D'après les figures d'EIGENMANN, une gaine de pigment entoure les vestiges de cônes de l'*Amblyopsis*, mais rien n'indique qu'elle se retire sous l'influence de la lumière. Comme la lentille subit une dégénérescence très précoce, la rétine ne doit être que faiblement impressionnée, lorsque le Poisson quitte l'obscurité. La faible lumière qu'elle reçoit est peu propre à déterminer un déplaçement des grains de mélanine. Enfin, si ce phénomène se produit encore, nos *Phreatobius* doivent être morts dans l'obscurité.

persiste assez longtemps chez l'*Ammocoetes*, par exemple (Studnička, 1912).

Le pigment est assez uniformément distribué dans l'espace qu'il occupe. Il se raréfie un peu à la base de la cellule. Il est granulaire, brun foncé (mélanine), ses grains sont distincts, réfringeants. Dans les coupes, qui ont une épaisseur dépassant légèrement celle des cellules pigmentaires, le tapetum nigrum paraît en général opaque et ses noyaux sont à peine visibles. Aux figures 20 et 22 (Pl. 5), nous les avons restitués d'après certaines sections privilégiées où ils apparaissent nettement.

Ces noyaux, ovales, ont un grand axe de 4 à 5 μ. Ils occupent généralement la base de la cellule. Leur nucléole forme une tache arrondie, grisâtre.

2. *Cônes et bâtonnets.*

Les coupes dont nous disposons, colorées à l'hémalun, ne permettent pas de pousser très à fond l'histologie de la rétine. Les connexions cellulaires et autre détails de structures que la méthode de Golgi eût révélés, nous restent cachés. Toutefois, l'utilisation de l'objectif à immersion nous a permis de faire certaines observations de détail dont nous allons rendre compte.

La région des cônes et des bâtonnets forme sur les coupes un croissant clair, bien délimité, légèrement strié. Vu à un fort grossissement, les éléments de cette striation sont de petits boudins de forme irrégulière, de longueur variable, généralement tordus. Ils paraissent remplis de minuscules tronçons de filament, derniers vestiges d'une bande spiralée peut-être. Des taches claires, ovales, se montrent dans certains d'entre eux. Un seul organe peut en contenir jusqu'à 4. Elles ont l'aspect de vacuoles.

Il est difficile de dire si ces « boudins » sont le reste de cônes ou de bâtonnets. Certains d'entre eux sont coniques et leur base un peu élargie et très proche de la limitante. Ils ressemblent à des cônes privés de leurs éléments internes; d'autres, allongés, cylindriques, répondent plutôt à des bâtonnets, mais ils ont, comparativement aux précédents, une épaisseur beaucoup trop forte [1] — chez les Téléostéens normaux, en effet, il y a une grande différence de diamètre entre les cônes et les bâtonnets —. Un petit espace, où

[1] Sur ce point, ils se rapprochent des bâtonnets des Batraciens.

l'on ne distingue le plus souvent aucun tissu, les sépare de la limitante. Çà et là seulement, s'aperçoivent quelques traces de leur communication avec les noyaux de la granuleuse. Il se peut que tous les appendices soient encore unis à leurs noyaux et que cette apparente interruption soit due à une insuffisante coloration des coupes.

A l'état normal, le cône et le bâtonnet comprennent chacun deux articles: l'interne et l'externe. Dans le cône, l'interne est volumineux, toujours plus large et généralement plus long que l'externe. Dans le bâtonnet, les deux articles ont d'habitude la même largeur, mais l'externe est de beaucoup le plus long. Chez le *Phreatobius*, nous ne remarquons pas cette division. Les appendices visuels sont tous d'une seule venue et semblablement constitués.

En outre, les différences de taille [1] signalées plus haut ne suffisent pas pour affirmer qu'ils appartiennent aux 2 types habituels. Plusieurs hypothèses se présentent. On peut admettre: 1° qu'ils sont demeuré à un stade indifférencié, tout en s'allongeant démesurément. Cas peu probable, étant donné la ténuité de leur partie proximale. — Chez le Protée, où ce cas est réalisé, les appendices visuels restent à l'état de coeca obtus, de longueur variable mais inférieure à celle de leurs noyaux. — 2° qu'ils passent par un stade de complet développement puis s'atrophient. Dans ce cas, il est rationnel de supposer que les éléments visuels les plus volumineux subsistent le plus longtemps. Si les ancêtres du *Phreatobius* ont possédé une rétine de Siluride normal, semblable à celle de l'*Ameiurus*, p. ex., où les bâtonnets sont beaucoup plus grêles que les cônes, on peut admettre que ces derniers seuls ont subsisté, et que l'article externe, très réduit, s'est facilement résorbé. Ainsi les appendices que nous avons décrits seraient des articles internes de cônes, des « ellipsoïdes » [2] allongés en dégénérant. Le fait que leur extrémité proximale est à peu près à égale distance de la limitante, confirmerait cette manière de voir (les cônes et les bâtonnets n'occupent pas le même niveau).

Bien que cette dernière hypothèse nous paraisse la plus vraisem-

[1] A ce propos, la figure 20 (Pl. 5) ne renseigne pas exactement. Nous avons dessiné ces appendices tels qu'ils apparaissent à la chambre claire. Plusieurs d'entre eux sont incomplets (sectionnés par le microtome).

[2] Chez les Téléostéens, l'ellipsoïde occupe la plus grande partie de l'article interne des cônes.

blable, nous voulons en signaler une troisième qui, si elle se vérifiait — par l'étude embryologique par exemple — ne manquerait pas d'intérêt. En consultant le traité de OPPEL, nous avons trouvé des figures de rétines de Poissons abyssaux [1] qui présentent certaines analogies avec celle du *Phreatobius.* Elles possèdent des appendices visuels allongés, tous pareils, et que l'on a déterminé: bâtonnets. Ces bâtonnets ne sont constitués que d'un seul article et leur épaisseur comparée à celle des noyaux est assez forte. Ces Poissons ont un œil adapté à la demi-obscurité des profondeurs marines [2]. Une semblable adaptation pourrait s'être produite dans l'œil du *Phreatobius* avant sa dégénérescence.

Les Amblyopsidés, ne présentent aucune disposition comparable à celle du *Phreatobius.* EIGENMANN, cependant, a déterminé « vestiges de cônes » les seules traces d'appendices visuels qui subsistaient dans la rétine des individus aveugles. Si notre deuxième hypothèse se vérifiait, la présence de ces éléments serait un point commun. Les bâtonnets sont peu nombreux chez le *Chologaster*, Amblyopside dont les yeux fonctionnent encore. L'*Amblyopsis spelaeus* jeune possède des cônes qui, chez l'adulte, se réduisent à des corps ovoïdes entourés de pigment. Chez le *Typhlichthys*, les appendices visuels sont indéterminables; chez le *Troglichthys*, ils semblent avoir complètement disparu.

Ainsi le *Phreatobius* offre un type nettement distinct des Poissons aveugles étudiés jusqu'ici. Ses cellules visuelles persistent plus longtemps que chez eux et possèdent, relativement aux autres parties de la rétine, des dimensions remarquables. Elles se rapprochent davantage de celles des Cyclostomes (voir plus haut: *Ammocoetes*) et ressemblent même sous certains rapports à celles des Batraciens.

3. *Limitante externe.*

Toutes les coupes attestent la présence de cette membrane qui maintient les noyaux des cellules visuelles dans un espace hémisphérique. Elle est extrêmement fine et n'est jamais visible que partiellement. Peut-être est-ce le fait d'une insuffisance de coloration.

[1] OPPEL, *o. c.*, p. 41, fig. 42, 43, 44. Rétines de *Hallicmetus ruber*, *Ichthyococcus ovatus*, *Colonger raniceps* (d'après BRAUER).

[2] On sait que les bâtonnets sont les organes de la vision crépusculaire.

4. *Granuleuses.*

A partir de la limitante externe, la plus grande partie de l'intérieur de l'œil est occupée par les noyaux des cellules visuelles. Ils appartiennent aux deux granuleuses et représentent donc, du centre à la périphérie: les unipolaires, bipolaires, basales interstitielles, basales externes, enfin les noyaux des cônes et des bâtonnets (granuleuse externe). Toutefois la distinction n'est possible que pour un petit nombre d'entre eux. Ils sont plus serrés au voisinage de la limitante qu'au milieu de l'œil et la plupart sont orientés radiairement. Ils forment environ 5 rangées concentriques. La couche plexiforme externe qui sépare les deux granuleuses semble avoir laissé quelques traces visibles sur certaines coupes, mais si légères qu'elles demeurent problématiques.

Les noyaux touchant la limitante externe ont ça et là une forme de poire; comme c'est chez les Téléostéens, un caractère propre aux noyaux des cônes, nous aurions un témoignage en faveur de la présence de cette sorte d'élément. Au reste, dans une rétine normale, les noyaux les plus voisins de la limitante appartiennent tous aux cônes [1].

Il y a très peu de différence de taille entre ces divers noyaux. Ceux de la périphérie sont un peu plus petits et plus irrégulièrement formés que ceux du centre. Leur grand axe mesure 4 μ, tandis qu'il atteint 5,28 μ chez ces derniers, lesquels sont entourés d'une zone claire et présentent à leurs deux bouts un prolongement faiblement indiqué, mais qui permet de les regarder comme des bipolaires. Enfin les noyaux les plus rapprochés de la région cornéenne et qui occupent par rapport aux autres une position relativement excentrique, appartiennent peut-être à la zone ganglionnaire (cellules multipolaires). Ils ont les dimensions des précédents et sont également entourés d'une zone claire.

Telles sont les seules distinctions possibles. Les cellules horizontales (basales interstitielles) n'ont pas laissé de traces. EIGENMANN également ne les a pas trouvé chez les Amblyopsidés aveugles. D'une manière générale, on constate dans les éléments des granuleuses, un degré avancé d'indifférenciation. Les noyaux ont tous

[1] Souvent ils sont engagés dans cette membrane; parfois même, ils se trouvent en dehors d'elle (chez le Barbeau p. ex.).

la même constitution. La chromatine, disposée en taches étoilées unies par des anastomoses, est relativement abondante, plus abondante que dans les noyaux de l'écorce cérébrale, dont ils ont à peu près la taille.

5. *Couches réticulaires.*

Nous avons dit que la couche réticulaire *externe* n'a laissé que des traces insignifiantes. L'*interne*, en revanche, remplit la partie centrale du globe. Elle entoure les cellules bipolaires (?) et ganglionnaires (?) (fig. 5) et s'étend jusqu'aux tissus qui ont remplacé les organes de l'appareil dioptrique.

Des capillaires sanguins peu nombreux et de diamètre variable, parcourent la couche réticulaire, pénétrent çà et là entre les noyaux des granuleuses, mais n'atteignent pas la limitante externe. Le vaisseau qui les alimente, réduit lui-même à un capillaire, pénètre dans le globe par le bord inférieur de la cupule pigmentaire (région de la fissure choroïdale dont nous parlerons au paragraphe: nerf optique).

6. *Couches des fibres du nerf optique.*

Cette assise semble avoir entièrement disparu. Chez les Poissons aveugles étudiés par Eigenmann, c'est une des premières à entrer en régression. Elle s'atrophie même chez le *Chologaster*, l'Amblyopsidé dont l'œil fonctionne encore. On peut se demander dans ce cas de quelle façon sont transmises les impressions visuelles. Eigenmann n'en parle pas. La *limitante interne* qui clôt la série des couches rétiniennes existe peut-être mais, comme le *corps vitré* fait défaut, il est impossible de la distinguer des membranes traversant la région ciliaire.

Iris et Cristallin.

Sur les bord de la cupule pigmentaire on remarque une sorte de bourrelet formé d'un amas de cellules conjonctives, à noyaux fuselés. (Pl. 5, fig. 20). On peut l'envisager vraisemblablement comme ébauche d'iris. Il est limité par une fine membrane et n'apparaît nettement qu'au bord supérieur de l'ouverture cornéenne; au bord inférieur, il semble fragmenté et ne se distingue pas sur toutes les coupes. Ce n'est donc plus un bourrelet annulaire. La

forme ovale qu'il affecte par places nous l'a d'abord fait prendre pour un reste de la lentille; mais, comme certaines coupes offrent dans la région cornéenne les traces d'un organe arrondi, il nous semble plus naturel de nommer ce dernier: cristallin, et tout ce qui tient au bord de la cupule: iris.

D'autres coupes ne permettent de distinguer dans la calotte externe de l'œil aucune structure définie, aucun rappel d'organe. Nous ne pouvons donc pas être très affirmatifs. L'organe arrondi que nous avons figuré un peu plus nettement qu'il n'apparaît au microscope, est occupé par un petit nombre de noyaux fuselés et tordus comme ceux de l'iris, plus abondants dans l'œil gauche que dans le droit. Dans ce dernier, il est cependant mieux délimité. Une fine membrane dessine son contour ovale et le relie aux bords de la cupule; mais elle ne se voit que sur deux coupes (transversales N° 98 et 99). Une protubérance, apparente sur la coupe longitudinale N° 56 (Pl. 5, fig. 23) au centre de la calotte libre de pigment, peut être aussi attribuée à un reste de cristallin. Telles sont les seules observations que nous ont permis notre matériel composé, comme on sait, uniquement de Poissons adultes. Nous ne pouvons pas dire si le cristallin a passé par un stade de développement complet. L'absence de toute structure lamelleuse dans les vestiges que nous venons de décrire, nous porte à croire qu'il n'a jamais existé que sous forme d'ébauche, comme chez les Amblyopsidés aveugles. Mais il se peut aussi que l'épiderme ne s'invagine plus dans la vésicule oculaire et que par conséquent le cristallin ne se forme même plus (les traces signalées restent hypothétiques). Ce serait un fait nouveau dans l'histoire des yeux dégénérés, il faut attendre que l'étude embryologique le confirme.

Par cette réduction précoce de l'appareil dioptrique et en particulier du cristallin, le *Phreatobius* ressemble aux autres vertébrés aveugles. Ritter (1893) déjà, a noté que la lentille disparaît toujours avant la rétine. Les études d'Eigenmann confirmèrent cette observation. Le cas présent est certainement un des plus typiques.

Nerf optique.

A première vue, le nerf optique semble avoir entièrement disparu: le chiasma n'existe plus, la face postéro-interne du globe

oculaire est parfaitement lisse, la cupule pigmentaire ne s'interrompt nulle part, aucune fibre ne traverse les assises rétiniennes. Cependant, si l'on examine attentivement toutes les coupes, on remarque certaines structures qu'il est possible de considérer comme lui appartenant.

Il existe en effet, à 50 μ au-dessous du bord inférieur de la cupule pigmentaire, un petit nerf de la taille de ceux qui se rendent aux papilles sensorielles de la peau. Nous l'avons tout d'abord assimilé à l'un d'eux, mais, peu de temps avant de terminer ce travail, nous nous sommes aperçu qu'il s'attache à la sclérochoroïde et ne se prolonge pas plus loin [1]. Il envoie dans cette membrane quelques-unes de ses fibres, lesquelles ne se remarquent qu'au voisinage immédiat de leur point d'entrée et ne pénètrent pas dans la couche pigmentaire. Extérieurement, le nerf décrit un ou deux méandres serrés, puis s'allonge vers le bas et se perd dans un faisceau dépendant du trijumeau (branches maxillaires, opthalmiques, nerf du barbillon). Appartient-il réellement à ce complexe ? C'est difficile à dire; les coupes donnent à ce sujet des renseignements contradictoires et leur coloration relativement faible complique les recherches (les nerfs se distinguent mal du tissu conjonctif). Sur les coupes longitudinales, il s'amincit et semble se terminer en queue de radis, autrement dit s'atrophier, ce serait vraisemblablement un reste de nerf optique. Sur les coupes transversales, d'un côté, il s'applique si étroitement au nerf maxillaire qu'il paraît en dépendre, de l'autre, il se perd dans le tissu conjonctif. On peut donc le considérer soit comme un nerf cornéen, soit comme le reste du nerf optique. La première hypothèse nous paraît peu probable, étant donné l'extrême ténuité des membranes de l'œil, il serait étonnant que leur nerf eût conservé une épaisseur aussi forte. La seconde, en revanche, a quelques chances de se vérifier.

Mais une autre question se présente: par où doit-on faire passer les fibres intra-rétiniennes ? Comme juste au-dessus de l'endroit où le nerf atteint la sclérochoroïde, la couche pigmentaire ne présente aucune modification, on peut supposer que les fibres s'infléchissaient vers la zone externe de l'œil et ne pénétraient dans la rétine qu'une fois arrivées au niveau de la région correspondant à

[1] Un des nerfs des organes sensoriels cutanés frôle cette membrane dans la région supérieure de l'œil.

celle que nous avons appelée la calotte libre de pigment ou encore la calotte cornéenne. La régression de l'œil aurait été inégale: plus rapide dans sa portion inféro-externe qu'ailleurs, de telle façon que l'entrée du nerf se serait trouvée finalement tout près de la pupille — d'une pupille agrandie, il est vrai —. Enfin, il existe dans cette région (précisément au point où le nerf pourrait entrer) un amas de cellules conjonctives qui peuvent représenter les restes de la gaine nerveuse. Ainsi déformé, l'œil aurait pris l'aspect de celui d'un Turbellaire ou d'un Lamellibranche (*Pecten*).

Dans ce qui précède, nous avons supposé que l'œil des individus adultes dont nous disposons a subi au cours de leur développement une réduction de taille en même temps qu'une dédifférenciation partielle. Mais, en considérant la curieuse disposition des fibres décrites ci-dessus, nous inclinons plutôt à penser qu'il est demeuré à un stade embryonnaire ou du moins que sa croissance a été fortement retardée. En effet, on ne comprend pas comment un œil dont une moitié se serait résorbée aurait conservé une forme aussi régulièrement arrondie, et pourquoi le corps vitré n'a pas laissé de traces plus apparentes. Tandis que si l'on admet que cet organe a cessé (ou presque) d'augmenter de volume à un stade précoce de son développement le mode de pénétration des fibres nerveuses devient au contraire assez naturel.

On sait que l'œil est un lobe du cerveau primitif, lobe creux dont l'extrémité se renfle peu à peu pour former la vésicule optique primaire tandis que la base s'allonge en un pédoncule ou tractus optique qui portera les fibres du nerf. La vésicule ne se trouve pas dans le prolongement du tractus, elle est tout entière développée vers le haut alors que celui-ci reste à peu près horizontal; le bulbe oculaire primitif communique donc avec le cerveau par sa base et non par sa face interne — comme ce sera le cas pour l'œil achevé —. Bientôt, sa face externe s'invagine tout en augmentant beaucoup d'épaisseur, le ventricule optique se rétrécit mais une nouvelle cavité le remplace (cavité de la vésicule secondaire). Au début, cette invagination ne transforme pas le bulbe en un calice régulier car elle entame sa face inférieure et se poursuit jusque sur son pédoncule. L'épiderme vient la remplir pour y former l'ébauche de la lentille mais la brèche qui se prolonge sur le tractus reste ouverte assez longtemps. Cette brèche constitue ce qu'on a appelé la *fissure choroïdale* (ou choroïdienne) (Becherspalte).

Au début elle est large et peu profonde, ce n'est pas encore une fissure, mais à mesure que l'œil grandit, elle se rétrécit, ses bords, s'accroissant, se rapprochent et finissent le plus souvent par se souder l'un à l'autre. Chez un certain nombre de Poissons cette fissure laisse quelques traces qui se remarquent dans la région inféro-externe du globe, entre l'orra serrata et le point de sortie du nerf optique.

Chez le *Phreatobius*, la fissure choroïdale est restée à l'état d'ébauche. Sa présence est attestée avant tout par la répartition du pigment rétinien. En effet, si l'on examine l'œil d'un exemplaire immergé dans de la tétraline — liquide qui, comme on sait, a la propriété de rendre transparents les tissus sans affecter les pigments — on constate, au bord inférieur de la cupule noire une brèche assez large mais peu profonde (fig. 6) sur les coupes transversales et longitudinales on voit à cet endroit le pigment se raréfier, la sclérochoroïde s'épaissir et les traces d'iris disparaître. Sur les coupes horizontales, l'enfoncement correspondant à cette « fissure » semble assez nettement marqué (voir Pl. 5, fig. 24 et 25), mais on ne peut pas se faire une idée juste de sa profondeur parce que l'œil est un peu déformé.

A titre de comparaison, nous avons figuré ici la cupule mélanique de l'*Heptapterus eigenmanni* St. et de l'*Ameiurus nebulosus* Les. montrant la fissure choroïdale à différents degrés de rétrécissement. Chez l'*Heptapterus* (fig. 6), Pimélode sud-américain dont les yeux sont recouverts par la peau mais paraissent encore aptes à fonctionner — ils possèdent iris et cristallin —, la fissure choroïdale fait une brèche étroite au bord inférieur de la pupille. Le nerf sort

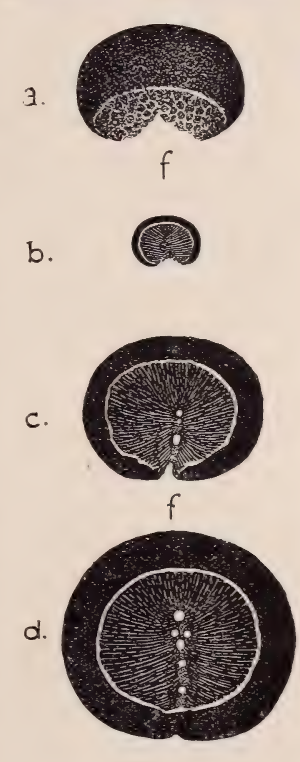


Fig. 6

Phreatobius, *a:* cupule pigmentaire vue de dessus (Gross. × 170); *b:* la même vue de face (Gross. × 70); *c: Heptapterus eigenmanni; d: Ameiurus nebulosus.* En *b*, *c* et *d*, le diamètre de l'œil est rapporté à une largeur de tête unique de 225^{mm}; *f* = fissure choroïdienne.

par deux branches seulement. Ce Poisson est de petite taille; l'exemplaire que nous avons étudié n'a que 6 cm. de long et son œil a un diamètre équatorial de 1 ^{mm}. Chez l'*Ameiurus* adulte, d'après Deyl (1895), la fissure ne laisse aucune trace. Sa disparition est cependant assez lente; nous avons encore constaté sa présence (voir fig. 6) chez des individus de 4,5 et 8,3 cm. Elle n'interrompt plus la couche pigmentaire mais la marque d'un sillon très net. Les points de sortie du nerf optique s'échelonnent sur son parcours. Leur nombre est de 6 chez l'exemplaire de 4,5 cm. et de 8 chez celui de 8,3 cm. Il s'élèverait à 10 chez l'adulte.

Les fibres du nerf optique prennent naissance dans le feuillet rétinien. Elles s'engagent dans la fissure choroïdale, puis dans le tractus qui les conduit au cerveau. Au moment où elles se forment, le feuillet a acquis une telle épaisseur que son invagination ne se traduit pas extérieurement par une forte dépression et qu'il occupe la plus grande partie de la vésicule (voir Rabl.: *Siredon pisciformis*, fig. 205, 206, dans Hertwig: Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. II, Teil 2, p. 208). La fissure est donc très peu profonde et, comme c'est dans la couche la plus voisine de l'ébauche du cristallin [1] que ces fibres apparaissent, on comprend que sur une coupe méridienne, elles puissent avoir une situation à peu de chose près périphérique. L'amas de cellules à noyaux fuselés, mentionnés plus haut, peut donc bien représenter la sortie du nerf. Mais puisqu'il se trouve en même temps dans la fissure choroïdale, il peut s'interpréter aussi bien comme une invagination des membranes. — Ici encore, la coloration des coupes ne permet pas de pousser plus loin l'examen cytologique. — Nous n'avons pas trouvé de fibres unissant cet amas au petit nerf cité plus haut. Au schéma fig. 5, ce raccord a été supposé certain.

Enfin, pour expliquer le brusque tournant des fibres à leur sortie de l'œil nous supposons que l'accroissement en largeur du crâne viscéral a déterminé un renversement du globe oculaire dont l'axe focal, primitivement horizontal, s'est trouvé finalement incliné de 30° environ.

En résumé, on peut admettre:

1° que le nerf optique n'a pas entièrement disparu, mais est réduit

[1] Couche qui, plus tard, sera nommée « interne », mais ici l'emploi de ce terme prêterait à confusion.

à un petit appendice de longueur inférieure au diamètre du globe auquel il s'attache et ne représentant que le dixième environ de ce qu'il devrait être à l'état normal;

2o qu'il sort de l'œil par une brèche ouverte au bord inférieur de la cupule pigmentaire, brèche représentant la fissure choroïdale à un stade très précoce de sa formation. De ce fait, il n'existe pas de foramen opticum proprement dit; les parties inféro-externes de l'œil — grâce à l'accroissement desquelles la sortie du nerf se trouve peu à peu reléguée au voisinage du pôle interne — ne se développent probablement plus.

Nous sommes certain de la disparition complète de la portion cérébrale du nerf comprenant le chiasma et les fibres s'étendant jusqu'au niveau des capsules olfactives.

La présence de fibres à la base du Thalamencéphale (voir chapitre IV) est l'indice que cette résorption s'est produite sur un nerf entièrement constitué et non sur le pédoncule primitif seulement.

Il convient d'ajouter à cet exposé quelques remarques générales qui permettront de mieux situer le *Phreatobius* dans la série des Vertébrés aveugles. Elles concerneront tout d'abord le nerf optique, enfin l'œil dans son ensemble.

Chez les Vertébrés dont les yeux dégénèrent, le nerf optique s'atrophie d'habitude assez tardivement. Le plus souvent, même s'il subit une régression appréciable, il reste visible durant toute la vie de l'animal et, sans fonctionner, maintient une communication entre l'œil et le cerveau. Kohl (1892)[1] l'avait déjà remarqué. Il place le nerf optique parmi les formations les plus durables; sa régression, selon lui, est parallèle à celle de la rétine. Eigenmann montra que cette généralisation comporte certaines exceptions; ainsi la rétine du *Chologaster* commence à dégénérer avant la lentille, le nerf optique de l'*Amblyopsis* dans sa portion extraocculaire précède les assises rétiniennes sur la voie de l'atrophie. Cependant, il reste bien établi que dans la plupart des cas, ce nerf est lent à régresser et ne disparaît que chez les espèces dont l'œil entier dis-

[1] Kohl, C. *Rudimentäre Wirbelthieraugen*. Bibliotheca Zoologica, Heft 13, 1892; 14, 1893.

Espèces étudiées: *Petromyson Planeri*, *Myxine glutinosa*, *Typhlichthys subterraneus*, *Proteus anguineus*, *Siphonops annulatus*, *Typhlops vermicularis* et *braminus*, *Talpa europaea*.

paraît ou atteint du moins un stade de dégénérescence qui le rend méconnaissable. La résorption partielle est une étape vers l'anéantissement. Or, chez le *Phreatobius*, cette résorption est précoce, elle précède de beaucoup celle de la rétine bien que l'œil ait plutôt les caractérestiques de ceux qui durent (malgré leur état rudimentaire: type *Petromyson*, *Talpa*, etc.). Comme nous l'avons dit plus haut, il est permis de supposer que c'est un nerf optique à peu près normal et non le tractus primitif qui subit l'atrophie [1]. D'autre part, ce phénomène apparaît alors que l'œil est encore susceptible d'un certain accroissement. En effet, les yeux du grand exemplaire utilisé pour les coupes horizontales sont plus grands que ceux des 2 exemplaires de taille moindre (utilisés pour les coupes transversales et longitudinales). Peut-être est-ce un hasard; les organes atrophiés présentent, comme on sait, de fortes variations individuelles, cependant, le fait demeure assez frappant pour pouvoir être interprété dans ce sens.

Nous avons recherché dans les travaux des auteurs susmentionnés ainsi que dans ceux de Franz (1913), Ritter (1893) et d'autres quels sont les Vertébrés aveugles chez lesquels l'atrophie du nerf [2] se produit. La liste que nous donnons est certainement incomplète par suite de l'insuffisance des renseignements. Nous y avons inclus 2 espèces examinées par nous.

Téléostéens:	*Amblyopsis spelaeus* de Kay.
	Troglichthys rosae Forbes.
	Stygicola dentata Gill.
	Typhlobagrus kronei Ribeiro.
	Phreatobius cisternarum Goeldi.
	Pareiodon microps Kner.
Amphibiens:	*Siphonops annulatus* Spix.
Reptiles:	*Rhineura floridana* Baird.
Mammifères:	*Notoryctes typhlops*, Stirling.

Chez les trois premiers Poissons indiqués sur cette liste, la dégénérescence du nerf optique a été suivie de près par Eigenmann

[1] Nous avons vu que les fibres du nerf optique ont un développement centripète.

[2] Par atrophie nous entendons la disparition partielle ou totale qui rompt toute communication entre l'œil et le cerveau.

(1909). *Amblyopsis* et *Stygicola* présentent un état de réduction plus avancé que *Troglichthys*. Chez l'*Amblyopsis*, les fibres nerveuses envahissent le tractus lorsque l'embryon a environ 5 ^{mm} de long. Elles atteignent rapidement leur maximum de développement puis lentement se désagrègent. Elles peuvent encore être suivies jusqu'au cerveau lorsque le Poisson a 25 ^{mm}. Mais leurs enveloppes subsistent et ce n'est que lorsqu'il a atteint sa taille d'adulte que la communication oculo-cérébrale est rompue. A ce moment la rétine est déjà fortement désorganisée. C'est la portion intra-rétinienne des fibres qui disparaît la dernière.

Le nerf du *Stigycola dentata* passe par un stade de développement normal puis s'amincit progressivement et disparaît à un moment où la rétine a déjà subi une notable réduction. Il laisse des traces à l'intérieur de l'œil jusqu'aux dernières étapes de dégénérescence de cet organe.

Chez le *Troglichthys* la réduction du nerf est plus lente semble-t-il. Les parties moyennes disparaissent les premières mais ses extrémités restent visibles.

Les trois autres Poissons appartiennent au sous-ordre des Siluroïdes [1]. Le *Typhlobagrus kronei* est de tous les Vertébrés de cette liste celui dont les yeux subissent la dégénérescence la plus hâtive; chez la plupart des individus examinés, ces organes et leur nerf avaient totalement disparu. Une petite fente dans l'épiderme indiquait seule la place jadis occupée par l'œil. Le moment de la dégénérescence n'a pas été établi; on ne sait pas non plus si le nerf disparaît avant le globe ou s'il se résorbe seulement au moment où ce dernier a perdu ses éléments caractéristiques. Ribeiro et Eigenmann n'ont disséqué que des adultes, autant que nous sachions.

Le *Pareiodon microps* fait partie de la famille des *Pygidiidae*. Ses yeux n'ont pas encore été étudiés en détail. Nous avons examiné à la dissection ceux d'un exemplaire de 12,5 cm. conservé dans l'alcool. Ce sont de petites vésicules pigmentées de 1,2 ^{mm} de diamètre possédant iris et cristallin, mais cachées sous la peau.

[1] Nous donnerons plus loin (au chapitre « Conclusions ») la liste des Siluroïdes mentionnés comme aveugles dans les ouvrages. Il est très probable que parmi les nombreuses espèces qu'elle renferme, plusieurs présenteraient une atrophie précoce du nerf optique. Les études anatomiques manquent.

Le nerf optique est introuvable: plus trace de chiasma, sa portion cérébrale comme chez le *Phreatobius* a certainement disparu. Les lobes optiques, soit dit en passant, sont encore bien conservés, mais leur volume n'équivaut qu'au tiers ou tout au plus à la moitié de celui des hémisphères.

Un Siluride également sud-américain et ressemblant extérieurement au *Pareiodon*, le *Cetopsis caecutiens* a, comme lui, un œil fortement réduit et recouvert par la peau, mais son nerf optique, quoique très mince, peut être encore suivi sur tout son parcours (individu examiné: long. 16 cm.).

Le *Siphonops annulatus* est un Gymnophione brésilien. Kohl a trouvé chez lui des traces du nerf optique seulement au voisinage de l'œil et jamais dans la région cérébrale. Le chiasma n'existe plus chez les individus adultes qu'il a étudiés. Les fibres intrarétiniennes, en revanche, sont encore très apparentes, elles sortent par un *foramen opticum* normalement constitué. Les Amphibiens aveugles tels que *Proteus, Typhlomolge, Typhlotriton,* conservent leur nerf optique.

Le *Rhineura floridana* est un Orvet dont la cécité remonterait au Tertiaire. Son œil étudié par Eigenmann prend en s'atrophiant une forme de figue allongée. Il ne possède pas d'éléments visuels et la couche des fibres optiques n'est pas nettement marquée. Les fibres du nerf ne se remarquent que dans la région où elles traversent la rétine et la couche pigmentaire; elles se prolongent un peu au-delà mais n'atteignent pas le cerveau.

Le *Notoryctes Typhlops* est un petit mammifère ressemblant à une Taupe, mais appartenant au groupe des Marsupiaux. Son œil atteint un degré très avancé de dégénérescence. Les exemplaires étudiés par Sweet ne présentaient ni cristallin, ni iris, ni corps vitré; les appendices visuels manquaient également. Il ne restait qu'une masse rétinienne mal différenciée entourée d'une épaisse couche pigmentaire. Les fibres du nerf n'ont laissé que des traces problématiques et à l'intérieur de l'œil seulement. Cet œil, comme le fait remarquer Franz, est un des plus rudimentaires que l'on connaisse.

Cet aperçu montre bien que l'atrophie du nerf optique se produit avant tout chez des animaux dont l'œil dégénère le plus fortement On voit cependant que déjà le *Siphonops*, puis surtout le *Phreatobius* et le *Pareiodon* font exception à cette règle. Leurs yeux, au moment

où ils cessent de communiquer avec le cerveau, sont encore relativement bien constitués. Ceux du *Pareiodon* notamment, semblent même normaux, extérieurement du moins; ils frappent simplement par leur très petite taille. Ceux du *Phreatobius*, comme nous l'avons vu, sont avant tout retardés mais leurs cellules rétiniennes et en particulier leurs appendices visuels sont mieux différenciés que chez les Amblyopsidés. *Amblyopsis* et *Troplichthys*, lorsque leur nerf optique disparaît ont un œil déjà fortement dégénéré.

Ainsi, la précocité relative de cette atrophie est assez particulière aux Silures. Il semble qu'on puisse l'attribuer au fait que chez ces Poissons les yeux sont généralement de petite taille et assez éloignés de leur point d'origine (cerveau moyen). Le nerf est donc très long (chez le *glanis* p. ex., il atteint 7 fois le diamètre de l'œil) et très mince. Nous nous imaginons que lorsqu'un retard de développement se produit déjà chez l'embryon, le nerf ne s'allonge plus autant que l'exigerait l'écartement croissant de l'œil. Il est fort possible que chez le *Phreatobius* p. ex. l'œil cesse (ou peu s'en faut) de se développer à un moment où, bien que touchant la peau, il n'est pas encore très éloigné du thalamencéphale. L'animal augmentant de taille, l'œil, pris dans le tissu sous-cutané, est peu à peu écarté du cerveau. Son pédoncule doit s'allonger en proportion mais, si la multiplication des cellules est retardée, il finira par se rompre ou du moins il sera mis dans un état d'étirement qui favorisera sa résorption[1]. L'œil, de son côté, s'enfonce un peu (même beaucoup chez *Amblyopsis* p. ex.) et c'est ainsi qu'il finit par n'être qu'une sorte d'épave flottant dans le tissu conjonctif. Il demeure en dessous de l'endroit de la peau où il devrait s'être fixé. Cette condition est réalisée dans la plupart des cas, mais la résorption du nerf, comme on voit, ne l'accompagne pas toujours. Il semble donc que des raisons mécaniques peuvent rendre compte de certaines divergences relatives au mode de régression des parties de l'œil et notamment du nerf optique.

[1] Cette séparation (d'avec le cerveau) n'empêche pas l'œil d'augmenter encore de volume, car ce phénomène dépend de sa nutrition. Les expériences d'Uhlenhuth et d'autres ont montré que l'œil transplanté, s'il commence par dégénérer, régénère bientôt grâce à la circulation sanguine rapidement rétablie. Le nerf optique lui-même régénère.

Résumé.

Les caractères de l'œil du *Phreatobius* peuvent être résumés de la manière suivante :

L'œil est recouvert par la peau, mais il reste visible grâce au fait qu'elle est dépourvue de pigment juste au-dessus de lui.

Son plus grand diamètre n'atteint que le 25me de la largeur maximum de la tête.

Sa forme est celle d'un ellipsoïde : l'axe focal est égal aux 4/5 environ de l'axe équatorial.

Muscles : aucune trace certaine.

Enveloppes : sclérotique et choroïde représentée par une seule membrane (scléro-choroïde), formée de quelques lames conjonctives. Absence d'éléments cartilagineux ; pas de pigment ; vascularisation réduite à de rares capillaires circulant entre la membrane et le tapetum nigrum rétinien.

Couche pigmentaire : cupule mélanique largement ouverte, marquée à son bord inférieur d'une brèche répondant à la *fissure choroïdienne* restée aux premiers stades de sa formation. Couche formée de cellules hexagonales de 8-9 μ de diamètre, n'offrant aucun prolongement visible entre les appendices visuels.

Cônes et bâtonnets : pas de distinction possible ; appendices allongés représentant peut-être les ellipsoïdes de cônes incomplètement différenciés et en voie de régression.

Granuleuses : réunies en une seule assise. Les noyaux de 4-5,28 μ orientés pour la plupart radiairement, forment en profondeur cinq rangées (très irrégulières) ; çà et là, près de la limitante, un noyau piriforme de cône, bipolaires reconnaissables.

Couches réticulaires : externe à peine ébauchée ; interne s'étendant du milieu de l'œil à son diamètre iridien.

Couche ganglionnaire (?) : quelques cellules irrégulièrement disposées au voisinage de la fissure choroïdale et de l'iris.

Couche des fibres optiques : absente (disparue ou jamais différenciée ?)

Iris : se distingue à peine des tissus occupant la calotte cornéenne ; bourrelet non pigmenté, interrompu par la fissure choroïdale.

Cristallin : traces probables, fortement indifférenciées.

Corps vitré: absent (traces problématiques sur 2 coupes seulement).

Nerf optique: presque entièrement disparu (voir résumé, p. 326), sort de l'œil par la fissure choroïdale.

L'ensemble de ces caractères donne à l'œil un aspect particulier qui le distingue immédiatement des yeux dégénérés étudiés jusqu'ici. Nous avons relevé sa forme aplatie dans le sens de l'axe focal, la grande ouverture de sa cupule pigmentaire, le développement des appendices visuels mais ces caractères trouvent leurs semblables tandis que le mode de sortie des fibres du nerf optique, tel que nous l'avons décrit en dernier lieu, n'a pas encore été observé (autant que nous sachions). Il nous oblige à supposer que l'œil, au point de vue de sa structure générale, n'a jamais dépassé le stade correspondant au début de l'invagination du feuillet rétinien. Kohl (*o. c.*) crut voir un semblable arrêt de développement chez le *Troglichthys rosae* (par erreur il l'a décrit sous le nom de *Typhlichthys subterraneus*), mais Eigenmann montra que son interprétation était inexacte parce qu'il avait fait de nombreuses confusions en déterminant les diverses assises de l'œil. Au reste, d'après les figures, le nerf traverse franchement la rétine ce qui prouve que la fissure choroïdale s'est approfondie et peut-être même refermée. Le *Troglichthys* ne peut donc se comparer au *Phreatobius* sous ce rapport. En parcourant les ouvrages, nous n'avons trouvé aucun œil dégénéré offrant ce caractère embryonnaire. Tous, à en juger la position des fibres intrarétiniennes, sont des vésicules secondaires, plus avancées dans leur croissance. Parfois même, le nerf sort nettement au pôle interne et sur une coupe verticale passant par l'axe focal, les fibres intrarétiniennes partagent le globe en deux moitiés à peu près égales (voir *Proteus*, *Typhlomolge*, *Amblyopsis*).

Dire que l'œil est resté au stade embryonnaire que nous venons de définir n'est cependant pas tout à fait exact. En effet, une différenciation partielle des assises a eu lieu, une augmentation de volume également et ainsi l'organe ne représente plus une simple vésicule primitive. Comme l'a très justement remarqué Eigenmann, l'œil dégénéré ou rudimentaire est une nouvelle formation, son développement, comparé à celui de l'œil normal, est simplifié, non arrêté. Un retard ou arrêt de développement existe en ce sens que la multiplication des cellules se ralentit ou cesse complètement, mais ce phénomène n'empêche pas la différenciation des parties

restantes. Enfin la persistance de certains caractères embryonnaires n'est pas exclue. En ce qui concerne le *Phreatobius*, il ne faut pas oublier, dans les comparaisons, que son œil est un des plus petits qui aient été décrits. On comprend mieux, de ce fait, qu'il ait pu conserver dans ses rapports avec le nerf optique une disposition embryonnaire.

L'œil réduit d'un Vertébré adulte possède des formations indifférenciées (retardées) et des formations dédifférenciées, c'est-à-dire ayant passé au cours du développement par un stade d'organisation plus parfait; parmi ces dernières, on peut ranger les formations atrophiées et celles qui disparaissent totalement [1] (dégénérescence actuelle, Eigenmann). La distinction n'en est pas toujours facile, si l'on n'a pas le matériel permettant l'étude embryologique; cependant, par comparaison, on peut arriver à une certaine approximation.

Nous proposons pour le *Phreatobius* le classement suivant:

a) *Caractères embryonnaires* (formations indifférenciées):

disposition des fibres intraocculaires du nerf optique; (témoigne du fait que la cavité secondaire de l'œil s'est à peine creusée);
fissure choroïdale;
sclérochoroïde, comparable à celle de l'*Ammocoetes.*

b) *Caractères témoignant d'une dégénérescence actuelle* (formations dédifférenciées):

Cristallin;

on peut admettre qu'il se forme puis régresse, comme chez l'*Amblyopsis*, avant d'avoir atteint son stade de différenciation cellulaire (au moment où il se sépare de l'épiderme dont il est issu, sa taille est, par rapport au reste de l'œil, plus forte que celle du petit amas qui semble le représenter ici).

Iris ou orra serrata;

l'inflexion brusque qui marque la limite entre le feuillet

[1] Nous nous plaçons ici uniquement au point de vue ontogénétique. Il est clair, qu'au point de vue phylogénétique toutes les parties ont plus ou moins subi l'atrophie.

pigmentaire et le feuillet rétinien a dû être plus nettement formée. Telle que nous la voyons, elle paraît avoir participé à la désorganisation de toute la région pupillaire et cornéenne. Nous ne pensons pas, cependant, qu'un iris proprement dit se constitue.

Appendices visuels;

nous avons montré que leur forme et certains détails de leur structure font supposer qu'ils passent par un stade d'organisation plus parfaite.

Rétine;

dans son ensemble, elle doit avoir eu un moment de différenciation plus nette, en particulier en ce qui concerne les couches 9 et 10: cellules multipolaires (ganglionnaires) et couche des fibres optiques.

Portion intrarétinienne du nerf optique et portion oculaire du tractus.

Enfin l'atrophie et la dédifférenciation ont provoqué la disparition de la plus grande partie du nerf optique et quant aux muscles occulaires, il est impossible de dire s'ils sont encore ébauchés au cours du développement.

Ce classement est provisoire; nous nous réservons de le modifier plus tard, si jamais on retrouve des *Phreatobius*. En outre, il ne concerne que l'adulte, or l'âge doit modifier incessamment les parties de l'œil [1]. Enfin des divergences individuelles sont tout à fait possibles. Nous sommes étonnés cependant d'avoir trouvé chez les 5 exemplaires étudiés des yeux à peu près identiques: quelques différences de taille, mais ne répondant pas à des modifications internes appréciables (du moins chez les trois exemplaires mis en coupes). Les caractères que nous avons décrits présentent donc une certaine stabilité. En cela aussi, le *Phreatobius* se distingue des Amblyopsidés. Eigenmann a fait voir que chez l'*Amblyopsis*

[1] Pour être précis dans les comparaisons, à cause des variations spécifiques de la dégénérescence actuelle, il faudrait toujours connaître l'âge des sujets mis en présence. Heureusement que dans la plupart des cas, cette dégénérescence est très lente, souvent même imperceptible, on peut donc, en général, parler « d'états adultes » comparables entre eux.

spelaeus la dégénérescence de l'œil varie d'un individu à l'autre et que même chez un individu donné il peut exister entre l'œil droit et l'œil gauche de notables différences. Sa reconstitution des phases du développement et de la régression oculaire ne donne que le mode moyen suivi par l'espèce car il est clair qu'on ne peut pas observer les changements histologiques qui s'opèrent dans l'œil d'un exemplaire unique. Cette moyenne permet certaines généralisations, mais qui, en face de processus aussi capricieux, ne peuvent être poussées très loin.

Les auteurs qui se sont occupés de la question ont cherché à tirer de leurs observations des conclusions générales. Ils ont essayé de retracer l'histoire de la dégénérescence oculaire en s'appuyant sur le transformisme: histoire de la dégénérescence phylogénétique, c'est-à-dire manifestée au cours des générations par un retard de développement de plus en plus marqué et de la dégénérescence ontogénétique ou actuelle que nous pouvons observer dans chaque individu. Il n'entre pas dans le cadre de notre étude d'aborder la question de la dégénérescence phylogénétique. Mais, en terminant ce chapitre, nous nous proposons de donner un bref aperçu des observations faites sur la dégénérescence ontogénétique.

Pour Kohl (1892) l'œil rudimentaire, tel que nous le voyons, est le produit d'une longue série de retards de développement (Hemmungen).[1] Il n'atteint plus sa taille normale et demeure à un état embryonnaire plus ou moins précoce selon l'espèce. L'arrêt de développement est toujours précédé d'un ralentissement. Une fois que l'œil a atteint son optimum, il peut entrer lentement en régression. La dégénérescence peut l'affecter tout entier ou seulement dans l'une ou l'autre de ses parties. Le plus souvent, cette atrophie actuelle est très faible, l'œil reste simplement au stade auquel son développement s'est arrêté. « Am häufigsten handelt es sich um ein einfaches Stehenbleiben auf einer mehr oder weniger niedrigen Stufe ».

Cependant, le ralentissement et l'arrêt de croissance n'atteignent pas toutes les formations au même moment. Les formations acces-

[1] Kohl, *o. c.*, p. 266: Man hat es also bei den « rudimentären » Augen mit einer im Verlauf der Artenentwicklung eintretenden Verkümmerung zu tun, die man im Allgemeinen als Rückbildung bezeichnen mag, wenn man dabei nur festhält, dass diese nicht anders ist, als das *Resultat einer langen Reihe von Hemmungen.*

soires, ou que cet auteur estime moins importantes à la fonction visuelle, sont frappées les premières. Il en est ainsi de l'appareil dioptrique: la cornée, l'humeur aqueuse et le corps vitré tout d'abord, puis de la lentille « parce qu'elle n'est pas absolument indispensable à la vision ». La rétine et le nerf optique sont les plus durables. Comme les structures dites accessoires se forment après les essentielles, la dégénérescence actuelle suivrait l'ordre inverse du développement.

La dégénérescence consiste avant tout en une destruction des éléments et s'accompagne d'une intrusion de tissu conjonctif.

Ritter (1893) dans une étude du *Typhlogobius californensis*, parue en 1893, fait quelques remarques sur la rudimentation en général. Il constate que dans l'ensemble, la dégénérescence oculaire suit, chez les Vertébrés, le même mode, mais il estime peu fondée l'hypothèse selon laquelle elle s'effectuerait selon l'ordre inverse du développement. Il cite des cas probants de dégénérescence ontogénétique tels l'augmentation anormale du pigment et sa présence à des endroits où l'œil normal n'en a jamais. Enfin il constate que l'œil est sujet à de grandes variations individuelles portant sur la forme le degré de différenciation et la taille.

Eigenmann (1899) estime les vues de Kohl un peu trop théoriques. Nous avons signalé déjà certaines des objections de détail qu'il fait à cet auteur. Il ne croit pas que la dégénérescence atteint les structures dans l'ordre inverse de leur apparition. Pour lui l'œil rudimentaire n'est pas simplement arrêté dans son développement. C'est un organe à part, du moins chez les Amblyopsidés: « The process of degeneration as seen in the Amblyopsidae is in the first instance one of growing smaller and simpler — not a cutting off of the late stages in the developpement ». L'œil tend à acquérir sa condition rudimentaire par la voie la plus directe, en brûlant les étapes, si l'on peut dire. Le retard et l'arrêt de développement ne concernent que la multiplication des cellules. Ce phénomène apparaît d'autant plus tôt que l'œil est plus réduit chez l'adulte. La dégénérescence ne s'accompagne pas d'une intrusion de cellules conjonctives, c'est uniquement un dépérissement ou, partiellement, une résorption.

Franz (1913), après avoir résumé les caractères régressifs les plus fréquemment observés, constate que l'œil, dans son ensemble, ne peut jamais être considéré comme arrêté à un stade quelconque

de son développement; cet arrêt n'est vrai que pour certaines de ses parties (cristallin de structure embryonnaire, persistance du ventricule du bulbe primitif, entre le feuillet pigmentaire et le feuillet rétinien, etc.). Pour lui, il n'existe aucun fait à l'appui de la « rudimentation par involution » [1], mais en revanche la rudimentation par cénogénèse, c'est-à-dire résultant d'un nouveau mode de développement (mode simplifié, reconnu par EIGENMANN) est tout à fait générale.

L'œil du *Phreatobius* a certainement un développement cénogénétique. Nous avons montré que ses assises sont en partie indifférenciées, en partie dégénérées et que leur croissance a été très inégale. Si cet œil présente de multiples analogies avec ceux des autres Vertébrés aveugles, il n'en constitue pas moins dans son ensemble un organe à part d'un type nouveau. Il doit son originalité avant tout à la résoption précoce du nerf optique et à l'état embryonnaire de la fissure choroïdale qui oblige les fibres du nerf à passer par le bord inférieur de la cupule pigmentaire le dernier trait, autant que nous sachions, n'a été observé dans aucun autre œil dégénéré.

CHAPITRE IV.

Encéphale.

I. GÉNÉRALITÉS.

Vu la rareté du matériel, nous n'avons pas pu faire de préparation anatomique du cerveau. Il nous a fallu le reconstruire en confrontant les coupes transversales et longitudinales. Pour obtenir une restitution aussi fidèle que possible des volumes, nous avons d'abord fait, d'après ces coupes, deux séries d'esquisses à la chambre claire, puis établi une maquette en plastiline, en utilisant les nombreux repères qu'elles nous fournissaient. Cette maquette est représentée à la planche 6, fig. 26.

[1] « Umgekehrte zurückläufige Entwicklung ».

Ce cerveau, remarquablement volumineux, est caractérisé par son aplatissement dorsoventral, la réduction des lobes optiques, le développement des hémisphères et la brièveté du tractus olfactif. Ses dimensions sont les suivantes:

Longueur totale (extr. ant. lobes olf.-trou occipital)	2,7 mm
Longueur réduite[1] (diminuée de celle des lobes olfactifs)	2,5 mm
Largeur maxima (au mésencéphale)	1,15 mm
Hauteur maxima (hypophyse-cervelet) . . .	0,67 mm

Si l'on compare la longueur de l'encéphale à celle du corps (museau à extrémité queue) dans une série de Silurides appartenant à différentes sous-familles, on est frappé de ne trouver que de faibles divergences. Les variations de forme et de taille se font à peine sentir. En effet, sur 10 Silures[2] de taille moyenne, les rapports vont du 13me au 16me. Or le *Phreatobius*, malgré son extrême allongement, ne s'écarte pas de la moyenne. Son cerveau occupe le 14me de la longueur de son corps. Il faut donc que cet organe ait chez lui des dimensions relativement plus grandes que chez ses congénères. Ces dimensions sont encore mieux mises en valeur si on les compare à celles de la tête. On obtient ainsi un peu plus des 2/3 soit le 68 % chez lui; le 30 % seulement chez l'*Ameiurus* (exemplaire de 12 cm.).

Nous n'accordons pas à ces chiffres d'autre importance que celle de préciser les comparaisons. Il est évident que, pour en tirer des conclusions générales, il faudrait établir un très grand nombre de rapports, grouper les individus d'après leur forme et leur taille, ou même comparer les volumes plutôt que les longueurs. L'abondant matériel que nécessite une semblable recherche nous a fait défaut, nous n'avons pas eu le temps de le rassembler.

[1] Cette longueur sera utilisée pour établir les rapports dont il sera question ci-après.

[2] Pour 8 d'entr'eux, nous nous sommes servi des mesures données par Möller dans son étude intitulée: Zur vergleichende Anatomie der Siluriden (1915). Ces Poissons ne dépassent pas 40 cm. de longueur. Dès qu'on s'adresse à des individus de grande taille, le rapport augmente notablement.

Il faut aussi remarquer que l'encéphale du *Phreatobius* remplit à peu de chose près la cavité qui lui est destinée; autrement dit: les espaces péniduraux, si vastes chez la plupart des Téléostéens, sont chez lui extrêmement réduits. Sa petite taille, évidemment, rend compte en partie de ce fait; mais il est tout de même frappant de lui voir conserver jusqu'à l'âge adulte un caractère embryonnaire ou tout au moins juvénile [1]. Ce caractère toutefois, chez d'autres Silurides tels que l'*Amiure*, se maintient assez longtemps aussi. Nous l'avons constaté chez un individu de 12 cm. pour ce qui concerne la partie centrale du cerveau. (Autour du métencéphale et du prosencéphale, des espaces assez grands se remarquaient déjà.) Dès qu'on s'adresse à des Silures de plus grande taille, l'écart entre le contenant et le contenu s'accuse. L'encéphale d'un *Silurus glanis* de 30 cm. est séparé du plafond et des parois de la cavité cranienne par des masses graisseuses le dépassant en volume. Ces masses continuent à s'accroître avec l'âge du Poisson ou, pour mieux dire, le cerveau subit, par rapport à la boîte cranienne, un retard de croissance de plus en plus marqué [2].

Chez le *Phreatobius*, faute de jeunes exemplaires, nous ne pouvons pas dire si un tel retard se produit; les quelques espaces périduraux, très étroits, entourant seulement les parties supérieures et latérales du myélencéphale n'ont peut-être pas augmenté au cours de son développement.

Nous verrons plus loin le rôle que jouent dans l'appareil de Weber les « sacs paraduraux » de la racine de la moelle. Ils repré-

[1] Les otolithes présentant 3 à 4 raies d'accroissement et des glandes sexuelles, bien développées, nous permettent de regarder comme adultes les individus dont nous disposons.

[2] Il y aurait sur ce sujet une étude fort intéressante à faire. Elle consisterait à mesurer dans une ou plusieurs espèces l'augmentation, avec l'âge, des espaces péricérébraux; les observations seraient résumées graphiquement par 2 courbes figurant, pour chaque espèce, l'accroissement du cerveau et celui de la cavité cranienne. Autant que nous pouvons en juger, ces courbes seront divergentes, mais il se peut que dans certaines espèces, elles deviennent parallèles à partir d'un certain moment. Cette étude donnerait une idée de la somme de matière cérébrale utile.

Si l'encéphale subit un retard de croissance, les nerfs craniens, en revanche, se développent proportionnellement au reste de la tête. Ainsi, ils peuvent acquérir à leur insertion un diamètre vertical, dépassant celui du cerveau antérieur. C'est le cas de la masse ganglionnaire du complexe trijumeau-facial chez le Salut. (Voir M. JUGE. *Recherches sur les nerfs cérébraux et la musculature céphalique du Silurus glanis.* (Thèse.) Genève, 1899.)

sentent ici les « espaces » latéraux myélencéphaliques. Leur volume est très faible.

Les seuls renseignements que nous ayons obtenus sur le rapport de longueur entre le cerveau et le corps du Poisson se trouvent dans le travail de RAMSEY [1] sur le cerveau de l'*Amblyopsis*. Cet auteur donne un tableau comparatif où ces rapports sont exprimés en %. Nous ne pouvons malheureusement pas les confronter aux nôtres parce que la longueur du cerveau n'a été prise que jusqu'à l'extrémité postérieure du cervelet.

RAMSEY mentionne aussi les masses adipeuses qui, chez l'*Amblyopsis* (long. 8-10 cm.), recouvriraient déjà tout l'encéphale. On voit les grandes différences existant, sur ce point, d'une famille à l'autre.

A ces généralités, ajoutons quelques remarques sur le développement des hémisphères.

Nous les avons comparés à ceux des 8 Silures étudiés par MÖLLER. Le rapport de longueur entre les lobes et l'encéphale [2] atteint en % les valeurs suivantes:

	%	Longueur totale du Poisson
Phreatobius	34,9	3,8 cm.
Ameiurus.	32,2	14,0 »
Callichthys	26,3	15,0 »
Saccobranchus	30,8	17,0 »
Doras longispinis	27,9	21,0 »
Cetopsis caecutiens	25,0	21,0 »
Pimelodus groskopfi.	26,3	25,0 »
Clarias lazera	27,9	30,0 »
Silurus glanis	24,8	40,0 »
Moyenne des huit derniers:	27,6 %.	

Le rapport varie peu d'une espèce à l'autre; mais le *Phreatobius*, comme on voit, dépasse ses congénères. L'*Ameiurus* le suit de près. Il est frappant de constater que les hémisphères les plus grands appartiennent au plus petit et les plus petits au plus grand des Silures de cette liste et cela indépendemment des variations de

[1] E. RAMSEY, *The brain of Amblyopsis*, dans EIGENMANN, Cave Vertebrates of North America. *O. c.*, p. 106.

[2] Les lobes olfactifs ne sont pas compris dans la longueur totale du cerveau.

forme du cerveau. Il se peut que les divers lobes se développent inégalement et qu'un *Silurus glanis* de 3,8 cm. ait un rapport aussi élevé que le *Phreatobius*. Une recherche portant sur une espèce donnée à différents âges éluciderait facilement cette question.

L'*Amblyopsis* que nous n'avons pas joint à cette liste parce qu'il appartient à un autre sous-ordre *(Haplomi)* a des hémisphères développés surtout en largeur. D'après les figures de Ramsey, nous estimons qu'ils occupent du 25 au 30 % de la longueur du cerveau. (La place du trou occipital n'étant pas indiquée, on ne peut pas prendre la longueur exacte de l'encéphale.) Ramsey constate que l'*Amblyopsis* a des hémisphères mieux développés que le *Campostoma anomalum* (espèce d'un genre voisin, mais dont les yeux fonctionnent). A ce propos, on s'est demandé si les Poissons cavernicoles aveugles ont pour compenser leur infirmité, des «facultés intellectuelles » plus développées. Les recherches d'Eigenmann sur le comportement de l'*Amblyopsis* ne semblent pas confirmer cette présomption.

II. Description des lobes cérébraux.

Lobes olfactifs.

Ces lobes sont encore en contact avec les hémisphères (comme chez le *Callichthys*). Ils ont une forme de chataigne et sont étroitement appliqués l'un à l'autre. Leur diamètre longitudinal atteint $0^{mm},20$, leur diamètre transversal $0^{mm},20$ également. Le tractus olfactif est extrêmement court. Le nerf olfactif de même; il n'a qu'une paroi osseuse à traverser pour atteindre l'épithélium sensoriel de la capsule nasale.

Hémisphères.

Nous avons vu que ces lobes ont un développement remarquable. Comme chez tous les Téléostéens, ils sont représentés par les *corps striés*. Le pallium d'où sont nés les hémisphères des vertébrés supérieurs n'est encore qu'une membrane adhérant à la pie mère. Nous ne l'avons pas figurée sur notre maquette (Pl. 6). Elle enveloppe les deux corps striés sans s'invaginer entre eux. Elle ne les touche qu'à son point d'attache, c'est-à-dire à leur base, partout ailleurs

règne un petit espace (ventricule I) qui s'agrandit à l'arrière, dans la région du thalamencéphale. Les seuls endroits où le pallium possède un épaississement sont sa base et sa partie médiane (supérieure) [1]. Latéralement, il se réduit à une simple « tela choroïdea ». L'épaississement supérieur ne comprend qu'une seule assise cellulaire.

Les corps striés sont ovales, aplatis. Ils ont les dimensions suivantes :

Longueur	0,87 mm
Largeur	0,55 mm
Hauteur	0,42 mm

Un sillon horizontal divise leur partie postérieure en deux lobes, comme chez *Silurus glanis*, *Ameiurus nebulosus*, *Clarias lazera*, mais avec cette différence que le lobe supérieur recouvre davantage le lobe inférieur. Un deuxième sillon, peu accusé, se remarque à la face ventrale.

Au point de vue cytologique, ils semblent normalement constitués. La commissure antérieure qui les réunit est assez large. Leur zone externe est très riche en noyaux. De curieux petits corps polyédriques noirâtres se remarquent dans leur membrane propre. Nous ne savons pas ce qu'ils représentent. Leur texture n'est pas granuleuse, ce ne sont certainement pas des amas de pigment mais peut-être des concrétions calcaires.

Thalamencéphale.

Cette région, mal délimitée extérieurement, est importante à considérer ici parce qu'elle est traversée par les fibres du nerf optique. Nous avons vu que le chiasma n'existe plus. Les fibres toutefois n'ont pas entièrement disparu de l'intérieur. Elles forment un ruban entourant à la manière d'une sangle la partie antérieure du thalamencéphale (voir fig. 7 et 8). Réduites à très peu de chose dans la région basale où elles se réunissent, elles augmentent sur les côtés et c'est au point où elles touchent les lobes optiques qu'elles sont le plus nombreuses. Mais là, brusquement, elles s'interrompent

[1] Cette disposition est inverse de celle qu'indique Plate dans son ouvrage de zoologie. Il parle d'un épaississement latéral et d'un amincissement médian. L'*Ameiurus* présente une disposition analogue à celle du *Phreatobius*.

et ne semblent pas communiquer avec les quelques bribes de fibres subsistant dans la zone externe de ces lobes.

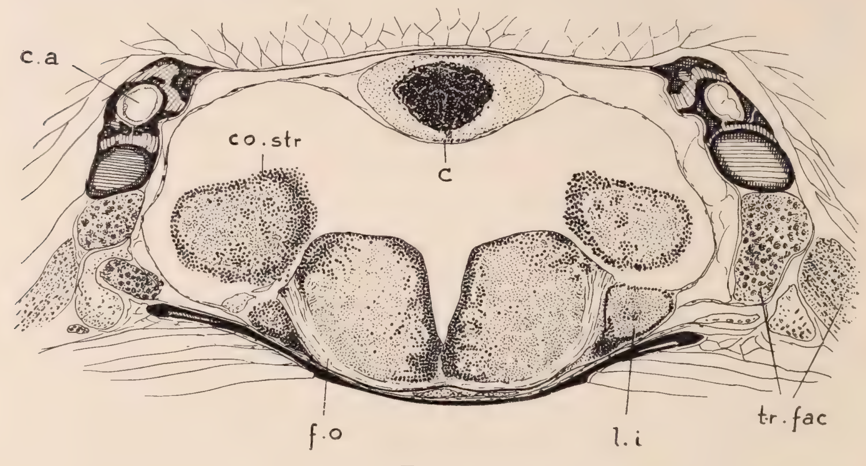


Fig. 7.

Coupe transversale du thalamencéphale montrant les derniers vestiges du chiasma. *f. o.* = fibres optiques. C = cervelet; *ca* = canal principal de la ligne latérale; *co. str.* = corps sriés; *l. i.* = extrémité antérieure des lobes inférieurs; *tr-fac* = trijumeau-facial.

Au thalamencéphale se rattachent les ganglions habénulaires, l'épiphyse, la paraphyse, le sac vasculaire et l'hypophyse.

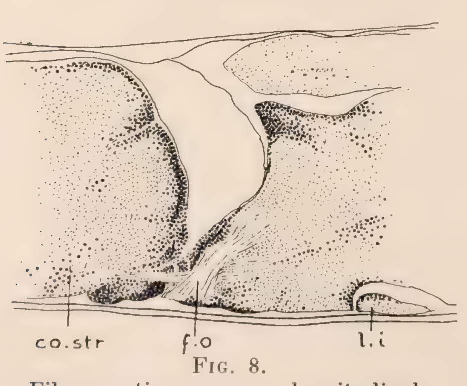


Fig. 8.
Fibres optiques, coupe longitudinale (pour les désinences, voir fig. 7).

Les *ganglions habénulaires (ganglia habenulare* ou *tubercula intermedia)* sont bien développés et sensiblement égaux. Chez beaucoup de Poissons, ils présentent une asymétrie caractéristique d'importance phylogénétique. D'après Holmgren (1920), le gauche est plus grand que le droit chez *Osmerus*, *Accipenser*, *Amia*, *Clupea*, *Petromyson*, qui représenteraient le type primitif. Le contraire a lieu chez les Téléostéens supérieurs: *Belone*, *Centronotus*, *Perca*,

Gadus, *Callonymus*, *Cottus*. Enfin l'égalité se rencontre chez *Tinca*, *Argyropelecus*, *Zoarces*, *Trachinus*, *Raniceps*. L'*Ameiurus*, d'après les coupes que nous avons consultées, possède un ganglion droit plus volumineux que le gauche. Comme forme et structure, les ganglions du *Phreatobius* ne diffèrent si peu de ceux de cette espèce qu'il nous paraît superflu de les décrire ici en détail.

L'*Epiphyse* est réduite à une petite vésicule ovale dont les axes ont les valeurs suivantes:

Longueur	57 μ
Largeur	26 μ
Hauteur	22 μ

Elle semble avoir été entravée dans son développement par la « poussée en avant » du cervelet. Elle se trouve sur les ganglions habenulaires, un peu à gauche du plan de symétrie.

Chez l'*Ameiurus*, où le cervelet est aussi développé vers l'avant mais se maintient plus haut, l'épiphyse est un tube étroit, s'allongeant jusqu'au dessus des hémisphères.

Les cellules de cet organe se distinguent de celles des ganglions habénulaires par leurs noyaux légèrement plus gros. L'espace central ne paraît pas évidé. Nous sommes donc en présence d'une épiphyse tout à fait rudimentaire.

La *paraphyse* n'existe pas, du moins n'avons-nous pas trouvé de formation qui puisse la représenter.

Le *sac vasculaire (saccus vasculosus)* fait également défaut; le lobe postérieur (expansion basale du thalamencéphale, creusée par l'infundibulum) ne porte aucune protubérance qui lui soit attribuable. De plus, même peu saillant, il se révèlerait sur les coupes à sa structure caractéristique.

Chez l'Amiure, il existe mais demeure plus petit que l'hypophyse Il se place au-dessous de l'extrémité de l'infundibulum, divisée latéralement en deux branches.

L'*Hypophyse* est normalement développée. Comme chez les autres Silures, elle a poussé vers l'arrière (chez les Cyprins, elle est au contraire rejetée vers l'avant).

Ses dimensions sont les suivantes:

Coupes longitudinales:	longueur .	224 μ
	hauteur . .	62,8 μ

Coupes transversales:	hauteur . .	91	μ
	largeur . .	182	μ

Son insertion est très fine. Masquée par des vaisseaux sanguins sur les coupes longitudinales, elle est indiquée sur les transversales par un petit faisceau de fibres accompagnant l'étroit canal qui fait communiquer son ventricule avec l'infundibulum.

Mésencéphale.

Lobes optiques. — Nous avons déjà attiré l'attention sur les dimensions réduites de ces lobes. On sait que chez la plupart des Téléostéens, ils constituent la plus volumineuse des parties du cerveau. Chez les Silurides normaux, leur taille est en moyenne moins considérable cependant, jamais, autant que nous sachions, elle ne s'abaisse au point où nous la trouvons chez le *Phreatobius.* En effet, alors que chez l'Amiure, la longueur du lobe équivaut au 1/3 et chez la *Doras longispinis* au 1/6 de celle de l'encéphale[1], elle n'atteint chez lui que le 1/12. Il faut tenir compte, évidemment, des divergences de forme; un rapport volumétrique aurait plus de valeur. Néanmoins, une telle différence permet déjà de supposer un état dégénératif; nous verrons que l'étude cytologique le confirme.

Extérieurement, cette diminution probable du volume n'a pas provoqué de notables modifications. Les lobes présentent une face antérieure convexe, hémisphérique. En arrière, un sillon très accusé les sépare de la valvule du cervelet. Les coupes montrent nettement leur forme de langue repliée sur elle-même. Leur partie supérieure, le tectum proprement dit, s'arrête au contact du cervelet qui, en se développant vers l'avant, semble s'être creusé une sorte d'auge dans le mésencéphale. Les parties internes des tecta ne se rejoignent pas comme chez l'Amiure sous le cervelet. Une mince lame résultant vraisemblablement de leur atrophie, se remarque cependant; elle aboutit à un *torus longitudinalis* relativement beaucoup moins épais que celui de l'Amiure et partiellement soudé au plancher du mésencéphale. En arrière, elle ne porte plus de cellules nerveuses et se réduit à la pie mère.

[1] Rapports extrêmes tirés de mesures faites par MÖLLER sur 8 Silures appartenant à différentes sous-familles.

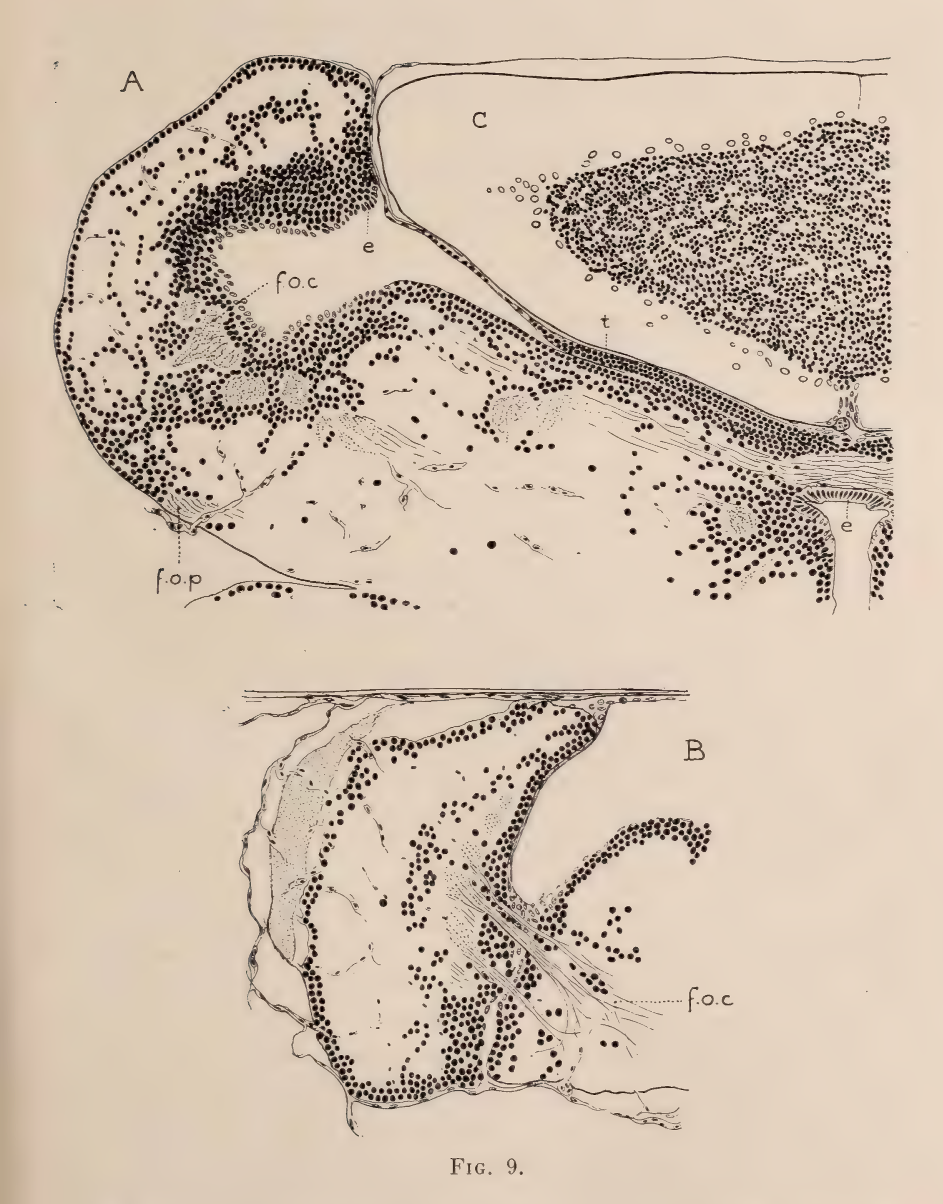


FIG. 9.

Lobe optique. A: coupe transversale passant par son diamètre maximum. *f.o.c.* = fibres optiques cérébrales; *f.o.p.* = fibres optiques périphériques; *e* = cellules épendimaires; *t.* = torus longitudinalis. B: coupe longitudinale; la surface ponctuée indique la zone périphérique atrophiée.

Au point de vue histologique, les lobes optiques se divisent en trois zones principales:

1. Zone externe: stratum zonale, couches des fibres du nerf optique:
2. Zone moyenne: couche cellulaire;
3. Zone profonde: couche des radiations optiques ou fibres optiques cérébrales.

Ramsey (1901), le seul auteur qui, à notre connaissance, ait étudié les lobes optiques d'un Poisson aveugle *(Amblyopsis)*, prend comme norme 7 assises, soit: 2 pour la zone externe, 2 pour la zone moyenne et 3 pour la zone profonde. Nous les nommerons au cours de la description.

La zone externe comprend une assise périphérique et une assise interne constituée par les fibres du nerf optique.

La couche périphérique ne recouvre pas le lobe entier; elle est réduite à une calotte occupant sa moitié antérieure (voir fig. 9 et photo fig. 7, pl. 3). Plus épaisse en son milieu, qu'à sa périphérie, elle a, sur les coupes longitudinales, l'aspect d'un croissant. Elle se détache, par places, de son substratum, laissant un vide traversé çà et là par des capillaires. Cet espace libre de tissus n'est autre que la deuxième assise, celle des fibres du nerf optique disparues. Ces fibres ont laissé quelques traces dans la partie basale du lobe (voir fig. 9), mais comme nous l'avons dit plus haut, elles ne communiquent plus avec celles du thalamencéphale.

La grande épaisseur de la couche que nous avons nommée périphérique nous fait supposer d'autre part que ses régions internes sont en parties formées par des fibres optiques dégénérées indifférenciées; mais comme elle parait histologiquement homogène, nous ne pouvons pas l'affirmer avec certitude.

La zone moyenne, aussi appelée granuleuse, présente un amas de noyaux, irrégulièrement disposés, sauf à la périphérie et ne formant pas deux assises distinctes, comme chez le poisson normal et surtout de plus grande taille. Les couches 3 et 4 de Ramsey (optic et deep cell layer) se confondent. Les noyaux sont toutefois un peu plus denses extérieurement.

La zone profonde porte tout d'abord des fibres optiques cérébrales (deep fiber layer c. 5), disposées en faisceaux distincts, beaucoup moins nombreux que chez l'Amiure, mais ne paraissant pas dégé-

nérés. Ces fibres plongent obliquement dans la valvule du cervelet (voir fig. 9). RAMSEY en indique d'autres, horizontales, passant d'un lobe à l'autre au-dessus du torus longitudinalis; nous ne les avons pas remarquées chez le *Phreatobius.*

Les faisceaux de fibres optiques cérébrales sont entourés par des noyaux de la couche 6 (granular layer) qui s'étend dans toute la région interne du lobe, ces noyaux sont plus serrés que ceux de la granuleuse médiane auxquels ils se mêlent dans la zone marginale interne du tectum, visiblement en voie d'atrophie.

Enfin l'épithélium épendimaire tapisse les parois du ventricule du lobe.

Les caractères dégénératifs présentés par le lobe optique du *Phreatobius* se résument comme suit:

1. Réduction de la zone périphérique à une calotte située antérieurement.
2. Disparition presque totale des fibres du nerf optique.
3. Indifférenciation des couches 3 et 4.
4. Absence de fibres horizontales (diagonales, RAMSEY) dans la couche 5.
5. Atrophie de la zone marginale interne du tectum.

La diminution du volume des lobes résulte de ces divers phénomènes, mais nous sommes portés à croire que même les zones encore normalement constituées ont subi dans leur ensemble une réduction.

Chez l'*Amblyopsis*, la dégénérescence atteint les mêmes assises, mais elle semble un peu moins avancée: les bords supéro-internes des lobes ne sont pas atrophiés, du moins conservent-ils jusqu'au torus longitudinalis une épaisseur normale. La couche périphérique n'a pas diminué en surface. RAMSEY la représente s'étendant jusqu'au torus et l'indique comme n'ayant pas dégénéré. A part cela, on constate également la disparition de la couche 2 (fibres optiques externes) qui a laissé un vide « a narrow space containing practically no tissue » et la fusion des couches 3 et 4. Nous avons signalé plus haut la présence chez l'*Amblyopsis* des fibres diagonales qui ne se remarquent pas chez le *Phreatobius.*

Enfin, RAMSEY a également fait des mesures comparatives sur les dimensions des lobes. Elles attestent une réduction plus faible. Cette réduction avait échappé aux premiers observateurs. GÜNTHER,

dans son traité d'Ichthyologie, s'étonne que l'*Amblyopsis* dont les yeux sont si dégénérés conserve des lobes optiques « normaux ».

Métencéphale.

Cervelet. — Comme tous les Silures, le *Phreatobius* a un cervelet développé vers l'avant. Il occupe le tier de la longueur totale du cerveau, mais ne s'étend pas sur les hémisphères comme chez le *Cetopsis caecutiens.* Il a la forme d'une langue. Sa face dorsale est aplatie, sa face ventrale convexe (voir Pl. 6, fig. 26, 28).

Histologie: La région centrale est entièrement remplie par les myélocytes ou cellules caryochromes de la couche granuleuse. La « moelle » ou plutôt l'axe fibreux ne dépasse pas les limites d'une large commissure basale. Le canal de l'épendyme ne pénètre pas dans le corps du lobe, mais on constate cependant la présence de cellules épendymaires dans son plan médian (plan d'accolement des deux « hémisphères cérébelleux »). La couche des cellules de Purkinje, entourant la granuleuse, est nettement reconnaissable.

L'écorce, couche moléculaire, n'a pas partout la même épaisseur; c'est latéralement qu'elle est le plus large. Mais elle s'amincit et disparait même entièrement au-dessus du point de sortie du nerf quadrijumeau.

La base du métencéphale ne présente pas de particularités méritant d'être signalées.

Myélencéphale.

En arrière du cervelet, la pie mère s'invagine dans la fosse rhomboïdale en décrivant quelques tours de spire. Elle ne se ramifie pas en un réel plexus choroïde, mais sa partie invaginée est parcourue par un capillaire sanguin. L'*Ameiurus* présente probablement une disposition analogue; mais dans les coupes que nous avons consultées, du sang accumulé dans une fosse rhomboïdale, fait supposer que la tela a été rompue.

Le myélencéphale est intéressant avant tout par ce qu'il porte les nerfs VI à XI, dont nous parlerons plus loin. Sa forme chez le *Phreatobius* ne diffère que fort peu de celle des autres Silures; il est du type allongé, sa face dorsale est divisée en 2 paires de lobes.

Le canal de l'épendyme est relativement étroit. Le plancher est abondamment irrigué par des capillaires.

Nerfs craniens.

I. *Le nerf olfactif* est très court, nous avons vu que la capsule nasale n'est séparée de la cavité cranienne que par une seule paroi osseuse.

II. *Le nerf optique* a été étudié en détail au chapitre III. Sa moitié proximale a disparu et il ne reste que des traces problématiques de sa moitié distale.

III. *L'oculomoteur* est introuvable. Il s'est fort probablement résorbé par suite de l'atrophie des muscles.

IV. *Le trijumeau* est normalement développé. Il prend naissance au niveau de la partie postérieure du cervelet et s'unit au facial en sortant du crâne. Nous n'avons pas étudié ses ramifications. Le *nerf de Weber* est très mince. Il chemine dans une cavité du frontal puis de l'occipital supérieur.

V. *Le trochléaire* a eu le même sort que le nerf III, semble-t-il.

VI. *Le nerf accessoire* ou *oculomoteur externe* n'a laissé aucune trace.

VII. *Le facial* qui innerve les organes sensoriels de la peau est difficile à distinguer des branches du trijumeau auxquelles il s'unit à sa racine, comme nous venons de le dire. Ces organes sensoriels étant abondants, nous avons tout lieu de croire que ce nerf est bien développé.

VIII. *L'acoustique* forme, à son origine, un large ruban accolé à la membrane de l'utricule. Il se divise en 6 branches se rendant aux taches acoustiques du labyrinthe. Un petit rameau de celle qui innerve le canal postérieur aboutit à la macula neglecta.

IX. *Le glossopharyngien* quitte le myélencéphale juste au-dessus de l'acoustique, se dirige d'abord en arrière, rejoint le vague et traverse l'occipital après avoir contourné le labyrinthe.

X. *Le vague* a deux racines. Il quitte le crâne à son extrémité postérieure et détache une branche, dite *nerf latéral* relativement étroite.

XI. *Le nerf occipital* (hypoglosse) est plus grêle que le glossopharyngien. Il a deux racines et sort du crâne par un orifice spécial, situé très près de celui du vague. Son ganglion se trouve encore dans la cavité occipitale.

En résumé, les nerfs craniens non atrophiés sont, dans leur région proximale, très semblables à ceux des autres Silurides. Ils n'en diffèrent qu'au point de vue des dimensions relatives (nerf de Weber et nerf latéral très faibles).

L'atrophie des nerfs moteurs de l'œil nous paraît certaine, les muscles étant pratiquement réduits à néant puisque leurs fibres contractiles n'existent plus, il n'y a rien d'étonnant à ce que leurs nerfs se soient résorbés. Nous avons recherché ces nerfs avec soin, mais nous serions heureux d'examiner encore à cet effet une série de coupes colorées spécialement pour la substance nerveuse. Pour nous prononcer avec une certitude absolue, ici encore, il faut attendre que le *Phreatobius* ait été retrouvé.

CHAPITRE V

Appareil de Weber.

L'appareil de Weber, bien développé, occupe dans la région scapulaire une place importante. Il répond en tous points au type siluride. Nous l'avons comparé à celui du *Silurus glanis* et de l'*Ameiurus nebulosus*; les différences constatées ne portent que sur certains détails, elles méritent cependant d'être signalées.

Avant de décrire cet appareil tel que nous l'avons reconstitué d'après les coupes, il convient de rappeler en quelques mots en quoi il consiste et quels sont les différents aspects qu'il peut présenter.

L'anatomiste WEBER, en 1820, constata la présence chez les Cyprins, les Silures et les Loches, d'une série d'osselets établissant une communication entre la vessie natatoire et l'oreille. Il les décrivit avec soin dans son traité « De aure animalium aquatilium » et les croyant homologues de ceux des mammifères, il nomma les trois principaux: *malleus*, *incus*, *stapes* et le quatrième *claustrum* à cause de sa fonction occlusive. Ces noms persistèrent bien qu'on eût démontré le peu de fondement de cette homologie. Certains auteurs, cependant, en proposèrent d'autres. BRIDGE et HADDON (1893) remplacèrent stapes, incus et malleus par *scaphium*, *inter-*

calare et *tripus* en conservant au claustrum son nom. THILO (1903 *a*) nomma ces ossicules d'après leur fonction: *Deckel*, *Lenker*, *Hebel*, et le claustrum: *Einlage*. Nous préférerons nous servir ici des termes de WEBER, en conservant leur forme latine.

WEBER remarqua aussi que chez les *Harengs* (Clupéides), des prolongements de la vessie natatoire pénètrent dans les espaces périlymphatiques de l'oreille interne et viennent se mettre en contact avec des diverticules endolymphatiques. Enfin que chez les *Perches* de mer (Serranidés [1]), deux cæca de la vessie s'appuient sur les parois externes des capsules périsacculaires. Ainsi, il put définir déjà les trois modes de connection existant entre la vessie natatoire et l'oreille. On n'en a pas trouvé d'autres; BRIDGE les mentionne encore tels que WEBER les avait décrits. Toutefois, au point de vue fonctionnel, ils ne se ramènent qu'a deux types principaux que l'on peut caractériser de la manière suivante:

1° Contact direct: les membranes de la vessie touchent celles des vésicules auditives;

2° Contact indirect ou par voie mécanique: membranes reliées par une chaînette d'osselets.

Le premier de ces types a, comme nous l'avons vu, deux aspects selon que les cæca de la vessie touchent les membranes péri- ou endolymphatiques, le deuxième présente de nombreuses variantes mais de moindre importance fonctionnelle. Le type Cyprin, par exemple, est habituellement décrit comme très voisin du type Siluride, il en diffère cependant par une série de caractères: forme des ossicules, mode d'articulation, etc., dont nous reparlerons plus loin.

L'appareil des Téléostéens munis des osselets de Weber (*Ostariophysi* de SAGEMEHL) se présente comme suit:

De la face supérieure des saccules membraneux se détachent deux canaux qui confluent vers l'arrière, se joignent sur la ligne médiane et forment un sac impair de dimensions variables, nommé par WEBER: *sinus impar (saccus endolymphaticus*, NUSBAUM). Ce sac occupe le milieu d'une cavité périlymphatique, le *cavum sinus*

[1] Aux Serranidés, il faut ajouter les Bérycidés, Sparidés, Gadidés et Notoptéridés. BRIDGE, T. W., *Fishes*, dans « The Cambridge Natural History », edited by Harmer and Shipley, vol. VII, 1910.

imparis, creusée dans les occipitaux, et s'ouvrant en arrière dans deux poches, les *atria* que les premiers ossicules ferment extérieurement. Ces cavités sont également remplies par la périlymphe et communiquent parfois avec les espaces périduraux. Enfin, une grande poche lymphatique : la *fossa auditoria*, aussi nommée : *saccus paravertebralis*, s'étend du crâne à la vessie, de chaque côté de la colonne vertébrale ; c'est elle qui renferme la chaînette d'ossicules.

Le *claustrum*, premier de la série, est un des plus variables. Il est emprisonné dans les membranes externes des atria, mais se prolonge parfois dans leurs parois internes et offre dans ce cas une résistance utile lorsque les stapedes, rapprochés, compriment la périlymphe (Cyprins) ; ou bien il se réduit à une étroite lamelle, relégué au-dessus des atria et des stapedes et ne joue qu'un rôle secondaire, voire insignifiant, dans le mécanisme transmetteur des pressions (Silures).

Le *stapes* (étrier, scaphium, Deckel) a la forme d'une valve d'huître, ronde chez les Cyprins, ovale chez les Silures. Son extrémité postérieure porte une épine verticale, unie par des ligaments à la neurapophyse II et un condyle qui l'appuie sur la colonne vertébrale. Ces deux appendices forment la charnière sur laquelle il peut effectuer un mouvement de va et vient pareil à celui d'un battant de porte. Un ligament cylindrique, partant du sommet de sa convexité, le relie à :

l'*incus* (enclume, intercalare, Lenker), os de forme très variable ; petite côte reliée aux vertèbres, chez les Cyprins ; petit disque dépassant à peine le ligament, chez les Silures.

le *malleus* (marteau, tripus, Hebel) est le plus grand os de la série. Il est joint au précédent par un ligament très court. C'est une lame arquée, soudée aux vertèbres par un pédoncule étroit (Silures) ou articulé aux flancs de celles-ci dans une charnière perpendiculaire à son grand axe (Cyprins).

Séparé de ses attaches, il présente trois apophyses, d'où son nom de « tripus » (Bridge) :

l'antérieure, tête du marteau (Jaquet), attache du ligament interossiculaire (formé par les deux ligaments précités), constitue le bras de levier de la résistance ;

la médiane, le point d'appui sur la colonne vertébrale ;

la postérieure, attachée aux membranes de la vessie, le bras de

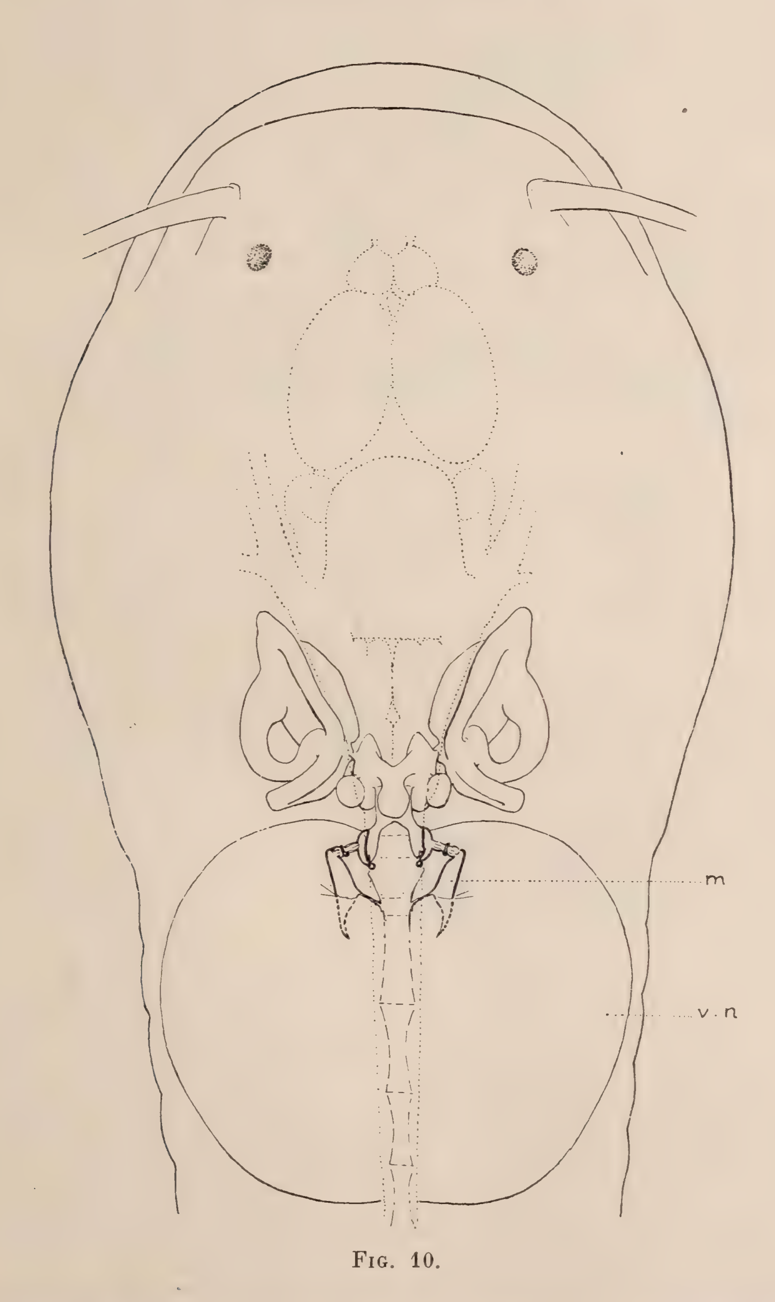


FIG. 10.

Appareil de Weber; situation, rapports. *m.* = malleus; *v.n.* = vessie natatoire.

levier de la puissance. Elle est tantôt enfouie dans les parois mêmes de cet organe (Silures), tantôt extérieure à lui mais s'y rattachant par des expansions membraneuses (Cyprins).

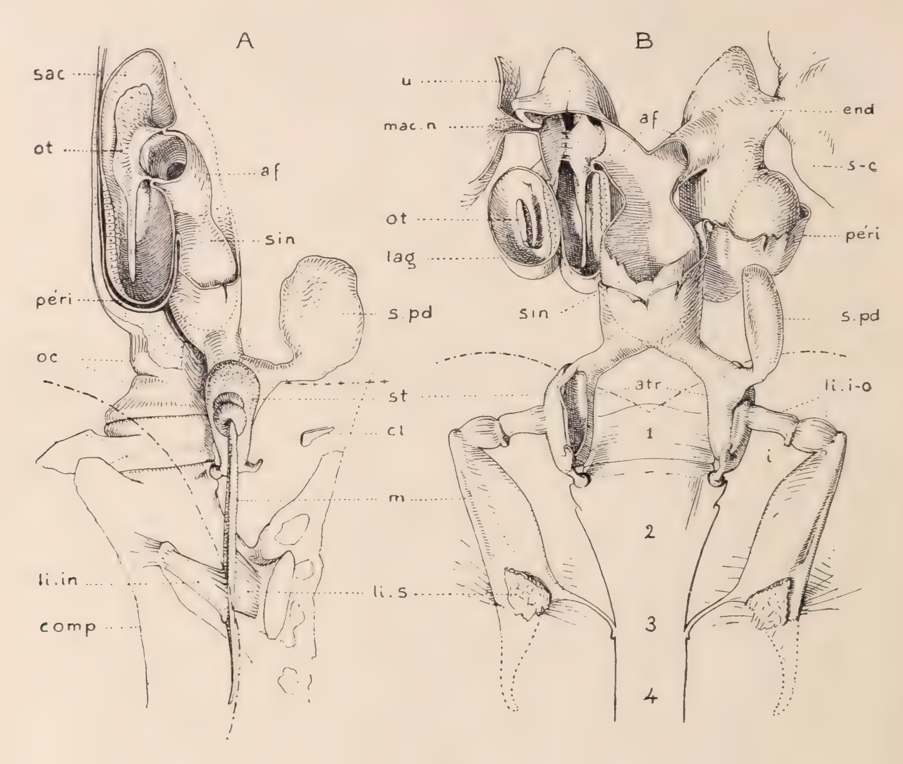


Fig. 11

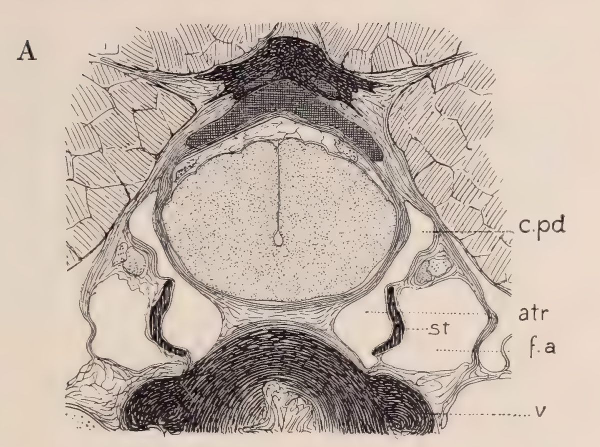
Appareil de Weber. A: face latérale-externe; B: face dorsale. — *af* = canaux afférents; *atr* = atria; *cl* = claustrum; *compl* = complexe vertébral; *end* = canal endolymphatique; *i* = incus; *lag* = lagena; *li.s* = ligament suspenseur; *li.in* = ligament inférieur; *li.i-o* = ligament interossiculaire; *m* = malleus; *mac.n* = macula neglecta; *oc* = occipital; *ot* = otolithe; *péri* = membranes périlymphatiques; *sac* = saccule; *s.c* = canaux semi-circulaires; *sin* = sinus impair; *s.pd* = sac paradural; *st* = stapes; *u* = utricule. Les chiffres arabes indiquent le numéro d'ordre des vertèbres.

Chez le *Phreatobius*, l'appareil de Weber offre les particularités suivantes (voir figs. 10 et 11):

Les canaux aboutissant au sinus impair sont très larges et prennent naissance dans le deuxième tiers antérieur des saccules,

au même endroit que le canal endolymphatique atrophié[1]. Le sinus remplit les quatre cinquièmes de la cavité osseuse. Ses parois, très fines, s'accolent même au périoste dans la région antérieure et il s'étend jusqu'à l'extrémité du cavum. Ce développement remarquable correspond à celui de toute l'oreille membraneuse, laquelle remplit, à peu de chose près, les espaces ménagés dans les os du crâne, tandis que chez l'Amiure, même jeune (6 cm.), les enveloppes des vésicules endolymphatiques sont déjà passablement éloignées des parois osseuses. En outre, chez le même Silure, le sinus est entouré de toutes parts par le périlymphe et n'occupe que le cinquième du cavum.

A



B

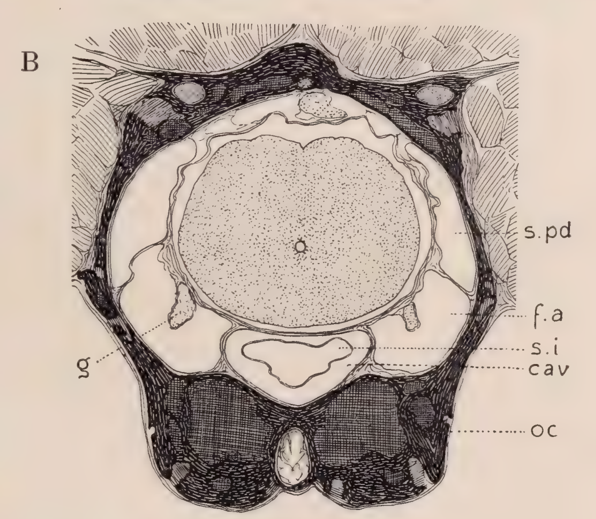


Fig. 12.

A: coupe passant par les canaux paraduraux: *c.pd.* ;*atr.* = atrium gauche; *st* = stapes; *v* = vertèbre I.

B: coupe montrant les sacs paraduraux *(s. pd)* à l'endroit de leur plus grand diamètre. *s.i* = sinus impair; *vac.* = cavum sinus imparis; *f.a* = fossa auditoria; *g* = ganglion du nerf XI; *oc* = occipital.

[1] Remarquons à ce propos que Nusbaum (1818) homologue les branches du sinus impair aux canaux endolymphatiques (ductus endolymphatici). La présence, chez le *Phreatobius* et d'autres Silures, d'une protubérance accolée

Les atria sont bien développés, relativement plus profonds que ceux de l'Amiure. Ils communiquent, comme chez lui, avec les espaces périduraux, auxquels, du reste, ils appartiennent, ontogénétiquement parlant. Cette communication existe chez l'Amiure, WRIGHT (1884 *a*) [1] l'a décrite en appelant « réservoir » ou « receptaculum dorsale » l'espace que nous avons nommé sac paradural. Comme elle doit avoir son importance fonctionnelle, nous avons examiné en détail la forme des espaces périduraux qu'elle met en rapport avec l'appareil de Weber. Chez le *Phreatobius*, ces espaces s'étendent de chaque côté de la moelle allongée, dans la région du trou occipital; en avant, ils ne dépassent pas le niveau de la racine postérieure du vague, en arrière celui de la face postérieure du crâne. Leur hauteur correspond à peu près à celle de la moelle. Ils ne se réunissent pas au-dessus d'elle (fig. 12). Une sorte de canal prolonge leur extrêmité postérieure vers le bas et s'ouvre dans les atria. Le va et vient des stapedes doit lui faire subir de notables variations de forme et peut même l'obturer complètement.

Chez l'Amiure, un canal semblable part également de la face supérieure de chaque atrium mais se rend dans une poche unique occupant la région dorsale. Les atria n'étant pas très profonds, une coupe passant par les canaux précités peut montrer autour de la dure-mère de la moelle un circuit fermé.

Il est clair que ces espaces périduraux ne sont pas les seuls existant dans la région occipitale. Leur membrane les sépare d'autres espaces avec lesquels, autant que nous avons pu en juger d'après nos coupes, ils ne communiquent en aucun point. Du

à la face interne de l'utricule comme chez la Perche (qui ne possède pas de sinus) ne parle pas en faveur de cette opinion. Cette protubérance verticale semble bien être le reste du canal endolymphatique qui, chez les Elasmobranches, débouche à l'extérieur. Les canaux afférents du sinus paraissent plutôt une formation appartenant en propre à l'appareil de Weber. Si l'on admet la thèse de NUSBAUM, il est difficile d'expliquer la présence simultanée de ces deux formations. Les dits canaux peuvent être considérés comme des dépendances des conduits endolymphatiques, dépendances qui auraient acquis peu à peu des dimensions supérieures à celles de leur souche.

[1] La communication que cet auteur indique, en outre, entre les atria et la *fossa auditoria*, se remarque aussi chez le *Phreatobius :* sur un petit parcours, la face inférieure des stapedes n'est pas reliée à la première vertèbre par la dure-mère; il existe donc une petite fente dans la région basale externe des atria. Leur jeu en est facilité mais le léger écoulement de périlymphe qu'elle permet doit être ajouté aux facteurs d'amortissement dont nous parlerons plus loin.

moment qu'ils n'occupent qu'une partie de la circonférence de la moelle, nous les appellerons *sacs paraduraux.*

Ainsi, l'appareil de Weber ne se limite pas à des dépendances de l'oreille, de la vessie natatoire et de la colonne vertébrale, il faut lui adjoindre une partie cérébro-médullaire. Nous parlerons plus loin de la fonction qu'on peut attribuer à celle-ci.

Osselets.

Claustrum. — Cet osselet, chez le *Phreatobius*, est si éloigné de sa position habituelle qu'il nous a fallu une étude très attentive des trois séries de coupes pour l'identifier. C'est une petite lame de cartilage et d'os maintenue dans le tissu conjonctif péridural au niveau de la face supérieure de la moelle. Il ne s'appuie pas sur le stapes comme chez l'Amiure ou le Salut. Il a la section d'un aileron, épais et cartilagineux à son bord antérieur, aminci et osseux à son bord postérieur. Nous avons signalé déjà sa variabilité selon l'espèce. Ici, il atteint certainement un stade extrême de réduction. Son maximum de développement se remarque par exemple chez le *Cobitis* où il est formé d'une valve fermant l'atrium intérieurement et munie d'une épine à son bord supérieur. C'est cette épine qui seule existe dans le type *Silurus.*

Au point de vue fonctionnel, il nous paraît ne devoir jouer aucun rôle dans l'appareil de Weber du *Phreatobius* si ce n'est celui de renforcer les membranes qui soutiennent le stapes. Enfin, sa situation confirme l'hypothèse de Reis (1905), selon laquelle il représente l'apophyse épineuse de la première vertèbre.

Le stapes (fig. 11: st.), deux fois plus long que large, se rapproche davantage de celui des Pimélodes que de celui des Amiures. Sa convexité est assez accentuée. Le condyle est sphérique et cartilagineux, l'apophyse montante, très courte, recourbée en avant. Ses dimensions relatives sont plus fortes que chez l'*Ameiurus nebulosus.* Sa longueur qui est égale aux deux cinquièmes de celle du malleus, correspond au diamètre maximum de la première vertèbre. En avant, il dépasse de beaucoup cette vertèbre; en arrière également, car son condyle s'appuie sur la deuxième, autrement dit sur l'extrémité antérieure du complexe formé des vertèbres 2, 3 et 4. Ce dernier fait, établi d'après les coupes transversales et horizontales,

est une particularité du *Phreatobius.* En effet, chez les *Ostariophysi* étudiés jusqu'ici au point de vue des osselets de Weber, les stapedes s'articulent non sur la deuxième, mais sur la première vertèbre dont ils représenteraient, selon l'hypothèse généralement admise, les apophyses neurales. Le cas présent, toutefois, peut s'interpréter de deux manières:

1° Le stapes, entièrement formé par la neurapophyse I, est secondairement uni à la vertèbre suivante par le condyle.
2° Le stapes appartient seulement par sa valve à la neurapophyse I, le condyle et l'apophyse montante étant constitués par la zygapophyse antérieure de la vertèbre II.

En faveur de la première interprétation, on peut alléguer le fait que, chez un Pimélode par exemple, les zygapophyses postérieures dépassent, en arrière, le plan de jonction des vertèbres. Mais l'homologation du processus montant généralement recourbée vers l'avant est plus facile si l'on admet la seconde manière de voir. Il existe bien, au-dessus de la zygapophyse postérieure, une petite épine, mais elle est recourbée vers l'arrière. — Nous ne concluons pas.

De nombreux auteurs (Nussbaum (1881), Bloch (1900), Sachs (1912), Reis (1905)) ont discuté de l'origine des ossicules. Guyénot (1909), dans son mémoire sur les fonctions de la vessie natatoire, résume leurs opinions. Tous s'accordent à reconnaître les stapedes comme les branches de l'arc supérieur de la première vertèbre. Les observations qui précèdent porteraient donc à croire que les zygapophyses antérieures de la deuxième vertèbre concourent à la formation de ces ossicules, mais ce cas, unique pour le moment, demande à être confirmé.

L'incus (fig. 11: i) est réduit à une petite pastille osseuse, emprisonnée dans les ligaments interossiculaires. Son bord postérieur en émerge quelque peu.

Le malleus (fig. 10 et 11: m), dans son ensemble, est bien celui d'un Siluride; mais son extrémité postérieure, au lieu de se prolonger, comme chez *Silurus*, *Ameiurus*, *Pimelodus*, dans une palette[1] recourbée vers le bas, demeure horizontale, aplatie dans le même sens que le corps de l'os et terminée en pointe. La palette osseuse

[1] Ossification secondaire d'un ligament et non dépendance originelle de l'os.

existe cependant, mais réduite à une petite crête d'insertion située un peu en arrière de l'apophyse médiane. Les autres parties diffèrent très peu du type pimélode. Nous renvoyons aux figures. Notons encore l'extrême finesse de son attache au complexe vertébral: c'est un pédoncule osseux, étroit, aplati latéralement, assez souple pour jouer le rôle d'une articulation. Les coupes horizontales montrent nettement qu'il dépend de la troisième vertèbre dont il serait la côte fortement modifiée, selon les auteurs cités plus haut.

Une attache aussi fine ne supporterait pas la traction exercée par la vessie lorsqu'elle se dilate, si elle n'était renforcée par deux ligaments. Le premier, très court, mais possédant une grande surface d'insertion, forme la limite entre la partie libre du malleus et sa partie implantée dans les membranes de la vessie. Il relie la face supérieure de l'os à la base des pleurapophyses, le soutient et l'empêche d'être refoulé vers l'avant par le gonflement de cet organe. On peut le nommer: ligament suspenseur. Le deuxième, plus mince, partiellement antagoniste du premier, est celui dont nous avons mentionné la crête d'insertion. Il joint la face inférieure de l'os à l'extrémité du processus descendant des pleurapophyses. Il représente ce que Jaquet (1898.) appelle la «lame fibreuse», Thilo (1908.) «die Platte». Enfin, oblique de bas en haut et d'arrière en avant, il s'oppose à un retrait du malleus lors de la contraction de la vessie.

Ainsi suspendu, le malleus ne peut osciller que dans un seul plan et seulement sous un angle assez faible. Son fonctionnement ne risque pas de provoquer la déchirure des membranes délicates de l'oreille; les plus grandes variations de volume de la vessie ne porteront jamais préjudice au labyrinthe.

Chez les Cyprins, le malleus, articulé dans une charnière, ne peut pas subir de déviations importantes, toutefois, la vessie en se dilatant, le ferait tourner sur son axe transversal, s'il n'était appuyé aux apophyses transverses I et II, dont le rôle «canalisateur» du mouvement paraît évident.

Fonctionnement de l'appareil de Weber.

Nous avons vu que le malleus peut exécuter autour de son point d'attache un léger mouvement de rotation dans un plan horizontal (Silures), ou oblique (Cyprins). Cette oscillation, transmise aux

stapedes par le ligament interossiculaire, les écarte ou les rapproche du plan médian et par là, dilate ou comprime les espaces périlymphatiques qu'ils limitent extérieurement (atria). La périlymphe est à son tour refoulée ou attirée et ces fluctuations se produisant dans le liquide baignant le sinus impair, sont transmises à l'oreille interne. La figure 11 donne une idée de ces rapports.

Chaque dilatation de la vessie natatoire répond à une compression de la périlymphe et par suite à un afflux de l'endolymphe dans les saccules.

Chaque rétraction détermine dans ces liquides un mouvement inverse aboutissant à la réplétion des atria et du sinus impair.

Ce jeu qui, du moins en ce qui concerne l'oscillation du malleus, peut être facilement contrôlé expérimentalement sur un *Silurus glanis* fraîchement tué, ne se conçoit pas nécessairement tel que nous venons de le décrire lorsqu'on examine l'appareil du *Phreatobius*. En effet, le ligament interossiculaire y est si long, qu'on se demande comment il peut transmettre utilement aux stapedes la pression du malleus. Le phénomène actif, si l'on peut dire, ou qui du moins doit exercer sur les ossicules une action irrésistible, est la distension de la vessie. Or, le malleus ne le transmet aux stapedes qu'après compression du dit ligament lequel paraît bien plutôt devoir être utilisé comme organe de traction. Au fait, lorsque la vessie diminue de volume, il fonctionne comme tel, mais c'est un mouvement en quelque sorte passif.

La longueur du ligament interossiculaire est donc une cause de retard dans la transmission des pressions mais peut-être doit-on l'interpréter comme un utile amortissement. Il ne faut pas oublier qu'aux extrémités de la chaîne d'ossicules, il y a d'une part un organe subissant des variations de volume parfois brusques et de grande amplitude, de l'autre, des vésicules délicates dont les membranes, très fines, renferment un appareil sensoriel.

Les sacs paraduraux peuvent aussi jouer le rôle d'amortisseurs. La périlymphe contenue dans les atria, chassée sous la pression des stapedes, n'afflue pas seulement autour du sac endolymphatique, mais dans les sacs paraduraux grâce au petit canal que nous avons décrit plus haut. De ce fait, l'endolymphe ne reçoit qu'une partie de la pression transmise. Pareillement, la succion produite par l'écartement des stapedes ne s'exerce que d'une façon réduite sur ce liquide.

Pour que, malgré ces atténuations, les variations de volume de la vessie puissent être perçues, il faut un organe récepteur nettement différencié, muni de cellules sensorielles. L'opinion encore exprimée en 1908 par THILO [1] que ce sont la moelle et le cerveau qui ressentent directement ces fluctuations, ne suffit pas. Il est certain que les liquides céphalo-rachidiens subissent par contrecoup des variations de pression capables de provoquer chez le Poisson une sensation vague, un malaise particulier et il se peut aussi que dans certaines espèces ce soit là l'effet principal du fonctionnement de l'appareil de Weber. Toutefois, en ce qui concerne le *Phreatobius* et l'*Ameiurus*, seuls Poissons chez lesquels nous ayons examiné en détail, d'après des coupes, ce dispositif manométrique, il nous paraît clair que c'est le labyrinthe qui joue le rôle d'enrégistreur et plus particulièrement le saccule, comme nous le montrerons plus loin. Au reste, la plupart des auteurs signalent l'oreille interne comme le siège de la perception. GUYÉNOT (1909), l'un des derniers qui se soient occupés de la question, le fait en ces termes (p. 275): « Les changements de tension de ce milieu (espaces périlymphatiques) retentissent sur le labyrinthe membraneux, sans qu'on puisse dire quelle partie est plus particulièrement impressionée par ces variations ». Or nous estimons qu'une recherche anatomique doit permettre de déterminer cette « partie » avec une certaine vraissemblance. En effet, si l'on étudie de près les vésicules auditives, on remarquera dès l'abord que le saccule est disposé de manière à percevoir à lui seul la grosse part des fluctuations auxquelles est soumise l'endolymphe. Nous n'hésitons pas à considérer sa « tache acoustique » comme l'organe sensoriel de l'appareil de Weber. Lorsque la pression est très forte, la lagena la percevra à son tour mais il nous semble douteux que l'utricule et les canaux semi-circulaires entrent en fonction (du moins chez les deux Silures précités).

Il est difficile de se faire une idée précise de la façon dont les taches acoustiques sont impressionnées. Nous avons vu que toute augmentation de volume de la vessie aboutit à une compression du saccus endolymphaticus dont la membrane, très fine, ne doit

[1] THILO, O. *Die Bedeutung des Weberschen Knöchelchen*. Zool. Anz., Bd. 22 Nr. 26, 1908, p. 778-789. — Page 780: Die Deckel (stapedes) üben einen Druck auf die Flüssigkeit des Rückenmarkes und Gehirns aus und zeigen so dem Fische an, wie hoch der Luftdruck in seiner Blase ist.

offrir aucune résistance appréciable. L'endolymphe afflue donc dans les deux saccules; il se produit un réel courant qui mettra en mouvement leurs otolithes. Chez le *Phreatobius*, ce dernier phénomène paraît inévitable. En effet, au- dessous de l'ouverture qui fait communiquer le sinus impair avec le saccule, l'otolithe présente une large surface en forme de selle, très propre à « recevoir » le courant; en outre, cet otolithe divise le saccule en plusieurs compartiments, aussi tout apport de liquide dans l'un ou l'autre d'entre eux le fera nécessairement bouger. Un apport semblable doit avoir encore un autre effet, si la pression est très forte, celui de distendre le saccule et éventuellement la lagena. Leurs maculae sont peut-être sensibles à cette action, toutefois chez le *Phreatobius*, elle ne peut être bien prononcée, à cause de l'exiguité des espaces périlymphatiques. Chez l'*Ameiurus*, ces espaces sont plus grands, mais ils communiquent avec les atria [1], par conséquent il se produira dans la périlymphe un courant parallèle à celui de l'endolymphe et la dilatation des vésicules endolymphatiques sera limitée. Enfin, chez des Poissons de grande taille, le *Silurus glanis* par exemple, ces vésicules sont entourées d'un fort cartilage [1], les variations de volume qu'elles peuvent subir se réduisent à un minimum. Nous pouvons donc regarder le va et vient de l'endolymphe à l'entrée du saccule comme l'excitant principal de la sensibilité manométrique, excitant qui peut être renforcé par l'oscillation de l'otolithe.

Nusbaum, dans son intéressante étude sur l'appareil de Weber des Cyprinoïdes (1881), signale la présence, chez la Carpe, d'une petite tache acoustique supplémentaire, située à la base des canaux afférents du sinus impair. Il la nomme: *macula ductus endolymphatici.* (Nous avons vu qu'il homologue ces canaux aux canaux endolymphatiques.) Il attribue à ces cellules sensorielles le rôle important de renseigner le Poisson sur les états de distension de sa vessie et par suite de lui permettre de régler à volonté son ascension et sa descente. Ce dernier point a été reconnu inexact, mais il est frappant que la découverte de cette macula n'aie pas été davantage remarquée par les auteurs qui se sont occupés de la question

[1] Chez le *Phreatobius*, du cartilage peu compact, s mi-conjonctif, existe déjà autour des $^2/_3$ postérieurs du saccule (voir fig. 13), autour de la lagena et d'une partie de l'utricule.

après lui, car sa fonction paraît dépendre uniquement de celle de l'appareil de Weber et nécessite un transfert, si petit soit-il, d'une partie de l'endolymphe du sinus impair dans les saccules. Autrement, on ne comprendrait pas de quelle manière ses cellules sensorielles seraient impressionnées.

Si le *Phreatobius* ni l'*Ameiurus* ne possèdent de *maculae ductus endolymphatici*, en revanche, comme nous l'avons exposé plus haut, leurs maculae sacculi sont tout à fait aptes à percevoir les courants provoqués dans l'endolymphe par la dilatation ou le resserrement du sinus impair. Nous avons accepté d'emblée l'existence d'un flux et d'un reflux au sein de ce liquide (voir l'énoncé du fonctionnement, p. 361) parce que l'appareil du Phreatobius la rend nécessaire (forme et dimensions du saccus, finesse de ses membranes, etc.). Elle est moins évidente dans les espèces dont le sinus est entièrement entouré de périlymphe, mais le fait que cette vésicule conserve des parois fines, aisément déformables, quand le labyrinthe devient cartilagineux, nous paraît assez significatif à cet égard.

En faveur de l'hypothèse que le saccule est l'enregistreur des fluctuations du volume de la vessie, signalons encore l'extrême exiguité de l'ouverture qui le fait communiquer avec l'utricule. Cette ouverture présente même une sorte de valvule (voir fig. 13). Lorsque le liquide chassé du sac endolymphatique afflue dans le saccule, il dilate le diverticule en doigt de gant [1] appuyé à la base de l'utricule; cette dilatation supprime la communication entre ces deux parties du labyrinthe. Ainsi le saccule et éventuellement la lagena restent les seuls enregistreurs.

Lorsque le liquide se déplace en sens inverse, il peut se produire un léger écoulement d'endolymphe de l'utricule dans le saccule. Dans ce cas, l'organe sensoriel récepteur devient la *macula neglecta*, placée comme un poste de contrôle, tout près de l'ouverture mentionnée plus haut.

Un dispositif semblable s'observe chez *Ameiurus*, nous ignorons s'il se retrouve chez les Cyprins et les autres *Ostariophysi*. Il favorise certainement la perception en concentrant sur un petit espace les effets de la compression du sinus impair, mais sa présence ne paraît pas indispensable. Il ne faudrait pas s'imaginer non plus que cette valvule fonctionne d'une manière parfaite; tant que le saccule ne

[1] Ce diverticule représente le canal endolymphatique atrophié.

reçoit pas l'apport de liquide résultant de la mise en jeu de l'appareil de Weber, elle reste ouverte et permet une circulation dans le sens de l'utricule.

Ces quelques remarques montrent que l'étude anatomique peut apporter quelque précision à la question du lieu de la perception manométrique. Cependant, nous sommes encore bien loin d'avoir répondu à tous les problèmes que pose ce curieux organe de sens.

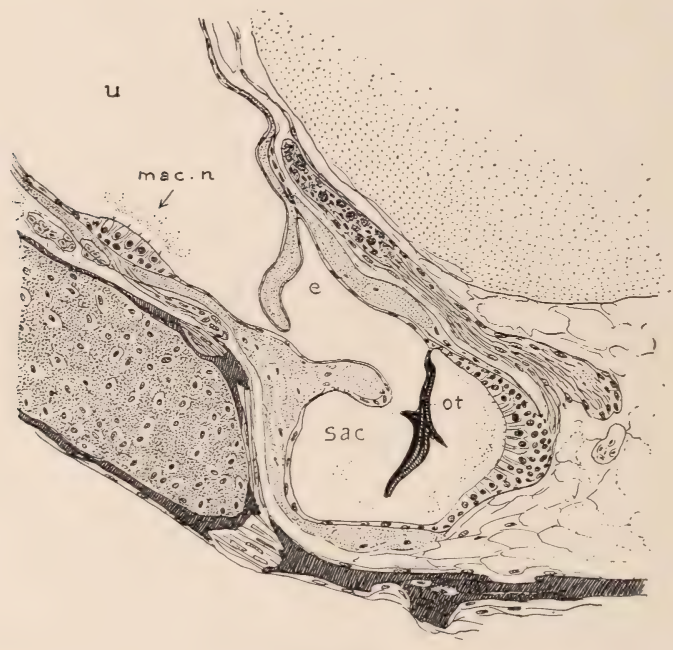


Fig. 13.

Valvule utriculo-sacculaire du *Phreatobius*. *e* = canal endolymphatique, autres désinences, voir fig. 11.

Par exemple, nous ne savons rien des conditions de pression régnant à l'intérieur des vésicules périlymphatiques et endolymphatiques. Ce que nous avons dit du fonctionnement de l'appareil de Weber suppose que l'endolymphe, au repos, n'est pas soumise à une pression plus forte que la périlymphe et que les membranes conservent une élasticité moyenne, propice à la transmission des déformations. Lorsque la vessie se dilate, il y a dans ces liquides augmentation de pression; lorsqu'elle se contracte, diminution de pression. Les

maculae sont-elles capables d'enregistrer ces variations ? C'est probable, mais difficile à vérifier.

Le rôle acoustique souvent attribué à l'appareil de Weber demeure très problématique. La vessie natatoire du *Phreatobius*, très large, touche la peau des flancs, comme chez l'Amiure; les vibrations sonores se transmettront facilement à ses membranes et par suite aux mallei, mais, à cause des ligaments, elles arriveront au labyrinthe plutôt atténuées qu'amplifiées. De plus, ces vibrations, transmises par les osselets gauches et droits, se rencontreront dans le sinus impair; si elles peuvent être synchroniques dans certains cas, d'habitude il se produira des battements et elles pourront même s'annuler. Dans ces conditions, l'appareil de Weber, s'il concourt à la propagation des ondes sonores, ne semble du moins pas apte à fournir au Poisson qui en est pourvu une audition précise. Enfin, d'une manière générale, l'audition des Poissons n'est pas démontrée. Les expériences qui s'y rapportent sont contradictoires, la plupart négatives, confirmées par l'absence de l'organe de Corti, donnent à penser que ces vertébrés sont sourds.

L'appareil de Weber est donc essentiellement un manomètre. Il nous reste à dire quelques mots de l'utilité qu'on peut lui attribuer. Pour la comprendre, il est nécessaire de connaître les fonctions de la vessie natatoire. C'est une question fort débattue qu'il serait trop long d'exposer ici en détail. Son grand intérêt nous pousse cependant à lui consacrer quelques lignes. Nous nous bornerons à résumer les principales idées émises, en renvoyant le lecteur désireux d'un complément d'informations à l'excellent mémoire de M. Guyénot, cité plus haut.

Borelli, en 1685, émit l'hypothèse que la vessie natatoire est un organe non seulement hydrostatique mais locomoteur. Selon lui, le Poisson peut, à son gré, c'est-à-dire par des contractions musculaires, en modifier le volume et par suite se faire monter ou descendre sans le secours de ses nageoires. Cette hypothèse, très séduisante, eut de nombreux adhérants. Cuvier l'admit et son autorité suffit à la faire accepter d'un grand nombre. En 1843, Müller, partisan de cette théorie, imagina que les Cyprins, grâce à leur vessie double, peuvent changer d'attitude en refoulant la masse gazeuse d'un compartiment à l'autre. Monoyer adopta cette idée et la propagea en France. Mais, depuis une cinquantaine d'années, ces deux hypothèses eurent à subir de sérieuses attaques.

En 1866, Gouriet publie dans les Annales des Sciences Naturelles (Zoologie) un article où il cherche à démontrer que « ce n'est point parce qu'il presse ou dilate sa vessie que le Poisson monte ou descend, c'est plutôt parce qu'il descend ou monte que sa vessie se trouve pressée ou dilatée » et quelques années plus tard (1876), Moreau est amené par l'expérience à réfuter tous les arguments de Borelli. Il confirme l'idée de Gouriet en soumettant le Poisson à une série d'expériences d'où il résulte que, privé de l'usage de ses nageoires, l'animal est incapable de mouvements ascensionnels volontaires, qu'il subit, au contraire, les variations de volume de sa vessie, variations résultant de l'augmentation ou de la diminution de la pression extérieure et que son seul moyen de réaction, lorsqu'il est Physostome, est l'expulsion du gaz par le canal pneumatique. Lorsqu'il nage librement, on constate que son volume varie avec le niveau auquel il se trouve: chaque descente le réduit, chaque montée l'augmente. Comme la densité de l'eau est pratiquement la même partout, le Poisson n'est en équilibre qu'à un certain niveau. S'il s'en écarte en plus ou en moins, il est poussé vers la surface ou vers le fond avec une vitesse croissante. Ses nageoires, évidemment, lui permettent de combattre facilement cette action. On sait, cependant, que certains Poissons des profondeurs amenés à la surface par les filets ont une vessie tellement distendue qu'ils seraient incapables de regagner le niveau auquel ils sont accoutumés. Selon Moreau, le rôle de la vessie natatoire peut être donc:

1° « de donner au Poisson la densité de l'eau à un certain niveau où se trouve son plan d'équilibre;

2° de faciliter, dans une certaine mesure, par les variations passives de son volume, les déplacements en hauteur du Poisson. »

En 1887, Charbonnel-Salle reprit les expériences de Moreau et obtint des résultats tout à fait concordants. Enfin, Guyénot soumit à son tour différents Poissons de la famille des Cyprins à des expériences analogues à celles de ces auteurs et réfuta avec succès les objections que leur avait faites Jäger qui cherchait à restaurer la théorie de Borelli.

Le plan d'équilibre (ou plan des moindres efforts comme l'a aussi appelé Moreau), qui varie suivant l'espèce, peut également

varier pour un individu donné. C'est un phénomène résultant de la sécrétion plus ou moins abondante des gaz intravésicaux et de leur résorption (Physoclistes) ou expulsion (Physostomes). Le Poisson est capable de s'adapter lentement à un niveau différent de celui qui représentait son plan d'équilibre. L'expérience le prouve. Le Serran par exemple, qui vit à des profondeurs d'une trentaine de mètres, peut être tenu en aquarium. Quand on le pêche, il arrive à la surface, la vessie distendue, mais il n'en meurt pas toujours; parfois l'organe reprend lentement ses dimensions habituelles. Le Serran, *Serranus cabrilla*, est physocliste, c'est donc grâce à l'ovale, organe d'absorbtion des gaz intravésicaux, que cette adaptation a pu se faire.

La thèse de Borelli implique l'existence de muscles dans les membranes vésicules ou autour d'elles. Or, ces muscles n'existent pas, du moins chez nos Poissons les plus communs, ceux qui ont été le plus souvent pris en considération dans le présent débat. Borelli avait pris pour éléments musculaires les épaississements fibreux qui se trouvent chez les Cyprins au niveau de l'étranglement intervésical. Jäger crut remarquer des bandes de fibres lisses à la face ventrale de la vessie. Ces auteurs pensaient donc que leur théorie était confirmée par des faits anatomiques Charbonnel-Salle, le premier, montra que leurs observations étaient superficielles; un examen approfondi de la vessie d'une Tanche ne lui révéla aucune trace de muscles et il put démontrer la non-contractilité électrique de cet organe. Guyénot confirma son observation. Il ne constata également aucune musculature vésicale chez *Abramis brama*, *Leuciscus rutilus*, *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus*. Jaquet (1899) décrit avec soin la tunique de la vessie du *Silurus glanis* sans mentionner la présence de muscles[1] Enfin, nous n'avons pas trouvé de fibres musculaires dans celle du *Phreatobius* Des muscles vésicaux se remarquent, en revanche, chez les Poissons dont la vessie joue occasionnellement un rôle phonateur (Trigles, Cycloptères, certains Pimélodes, etc). Toutefois, soumis à l'expérience, un Trigle ne se comporte pas autrement qu'une Carpe; sa musculateure vésicale n'est pas mise en fonction pour produire des déplacements verticaux.

On a pensé que les muscles des parois du corps pourraient exercer

[1] Wright, Ramsay n'en mentionne pas non plus chez l'*Amiure*.

une compression sur la vessie. L'expérience montre que cette compression existe, mais qu'elle est insignifiante et ne se produit que lorsque le Poisson est en mouvement.

La théorie de MOREAU a donc pour elle un certain nombre d'excellents arguments. Elle vaut assurément pour les Cyprins. Les Silures, autant que nous sachions, n'ont pas encore été l'objet de recherches hydrostatiques mais on peut présumer qu'ils ne se comporteront pas différemment; peut-être même certains d'entre eux, tels que l'*Ameiurus* et le *Phreatobius*, se montreront-ils plus sensibles à la pression, parce que la dilatation de leur vessie n'est pas entravée latéralement par des côtes et des muscles.

Un Amiure que nous tenons en aquarium a visiblement un plan d'équilibre très haut situé qu'on peut placer au maximum à 5 cm. de la surface. Il se maintient volontiers à ce niveau-là, le corps vertical, immobile, ou un peu au-dessus, dans ce cas le museau appuyé à des plantes flottantes. Au-dessous, c'est-à-dire dans la plus grande partie de l'aquarium, il se meut comme un « plus lourd que l'eau », on le voit lentement descendre dès qu'il interrompt ses mouvements. Il se repose facilement sur le fond.

Du moment que la vessie subit passivement les modifications de volume dont elle est susceptible, l'appareil de Weber prend tout naturellement le rôle d'un avertisseur de la pression qui y règne. Nous ne pouvons pas savoir si, grâce à ce manomètre, le Poisson est conscient du degré de tension de ses membranes vésicales, mais, depuis les expériences de GUYÉNOT, nous savons que l'appareil de Weber, mis en fonction au moment où la vessie se dilate, déclenche, par voie réflexe probablement, le relachement du sphinctère pneumatique. Si l'on sectionne, chez une Carpe ou une Tanche, le faisceau qui relie la vessie au malleus, l'échappement des gaz ne se produit plus que pour une pression exagérée. Au moyen d'une fistule pneumatique, cet auteur pouvait, en effet, faire varier la pression intravésicale d'une Tanche et mesurer le degré de pression nécessaire à provoquer chez elle une expulsion de bulles de gaz. De cette façon, il put démontrer aussi que pendant la vie la résistance opposée par le sphincter est toujours plus grande qu'après la mort.

On peut objecter à ces expériences qu'elles placent le Poisson dans des circonstances anormales ou tout au moins exceptionnelles. Des différences de pression aussi rapides et étendues que celles

crées par l'auteur dans la vessie de son sujet, ne peuvent se produire dans la nature que lors d'un déplacement en hauteur du Poisson. Or, dans ce cas, la sensation occasionnée chez lui par le fonctionnement de l'appareil de Weber n'est pas la seule capable de provoquer le réflexe inhibiteur de la tonicité du sphinctère, d'autres sens peuvent entrer en jeu. Les Physostomes privés de l'appareil de Weber (Brochets par exemple) possèdent nécessairement un autre centre d'excitation inhibitrice mais, autant que nous sachions, ce dernier n'a pas encore été précisé. On ne peut donc attribuer à un appareil aussi compliqué le rôle unique de déclencheur d'un acte réflexe très rarement exécuté. Il doit en avoir d'autres mais jusqu'à présent, on n'est pas encore parvenu à les démontrer expérimentalement.

Il faut écarter l'idée que ce manomètre fournit au Poisson une sensation précise comparable à celle du toucher. Nous avons vu qu'il agit sur les maculae du saccule; mais ces maculae, comme celles des canaux semi-circulaires, sont le lieu de perceptions vagues, déterminant des réflexes moteurs. Chez le Poisson nageant librement, l'appareil de Weber joue certainement le rôle d'un régulateur de la locomotion. Le relachement du sphinctère pneumatique est précédé d'autres actes réflexes qui ont leur siège dans les nageoires. En effet, le Poisson peut être soumis soit par le jeu des courants soit par les différences de pression à des forces dirigées dans n'importe quel sens. Steinmann (1914) a montré de quelle manière il réagit aux courants grâce à l'action de sa ligne latérale et de ses canaux semi-circulaires; pour réagir aux variations de la pression, il lui faut également un organe de sens et un centre réflexe: la vessie et sa communication avec le labyrinthe remplit à cet effet toutes les conditions requises. Lorsque l'animal nage horizontalement, au-dessous de son plan d'équilibre, ses mouvements de propulsion doivent être dirigés de manière à combattre la force qui tend à le faire descendre (il se trouve à peu près dans la condition des Poissons privés de vessie mais il n'a pas, comme les Sélaciens, des nageoires pectorales formant plan de sustentation en même temps que gouvernail de profondeur; il lui faut une manœuvre assez délicate pour régler sa direction verticale — dans le cas présent, pour maintenir son horizontalité). Lorsqu'il se meut au-dessus de son plan d'équilibre, il doit compter au contraire sur une force ascensionnelle.

Or, dans ces deux situations, l'appareil de Weber agit différemment sur le labyrinthe: dans la première, l'endolymphe est attirée hors du saccule, dans la seconde, elle y est refoulée. Si l'animal nage au niveau de son plan d'équilibre, tout écart vers le haut ou vers le bas pourra être corrigé grâce au fonctionnement automatique du dit appareil.

Même lorsqu'il s'agit de déplacements obliques, au cours desquels le Poisson subit une accélération [1], on se rend compte aisément du rôle utile que peut jouer ce manomètre. Il serait trop long d'entrer ici dans plus de détails. Nous avons supposé le Poisson en mouvement parce que dans cet état il est moins apte à percevoir par d'autres sens ses changements de niveau (autrement dit s'il dérive du côté de son dos ou du côté de son ventre).

L'appareil de Weber est disposé de manière à provoquer dans les saccules une perturbation qu'aucun changement d'attitude n'est capable de produire; les maculae gauche et droite subissent simultanément une excitation spéciale et cependant — selon toute probabilité — du même ordre que celles que reçoivent les maculae des canaux semi-circulaires. Son rôle de régulateur dans la locomotion et l'équilibration du Poisson ne semble laisser aucun doute. Les nombreuses espèces qui ne le possèdent pas ont certainement un dispositif capable de le remplacer mais qui pour l'instant nous échappe.

Enfin, nous avons vu le beau développement que présente cet appareil chez le Silure qui nous occupe. D'après ce qui vient d'être dit, on comprend aisément de quelle importance il peut être pour un Poisson aveugle, puisqu'en dernier ressort, il affine le sens spacial.

[1] Quand le Poisson s'éloigne de son plan d'équilibre, vers le haut ou vers le bas, il subit une poussée archimédienne positive ou négative, d'intensité croissante; sa vitesse est accélérée. Quand il se rapproche du dit plan, il semblerait qu'il dut lutter contre les effets d'une densité trop forte ou trop faible, mais en pratique à mesure qu'il avance, la progression (descente ou montée) lui devient plus aisée parce que sa densité tend vers le point où elle est égale à celle de l'eau. C'est pourquoi MOREAU a pu dire que la vessie « facilite » les déplacements verticaux du Poisson.

CHAPITRE VI

Systématique.

La position systématique du *Phreatobius* n'a pas encore fait l'objet de recherches spéciales. Comme nous l'indiquions en parlant de la morphologie externe, cette question pour être résolue nécessitait une étude anatomique. Notre travail nous permet donc d'apporter quelques précisions mais, pour le dire tout de suite, comme il s'occupe avant tout des organes de sens du Poisson, organes dont l'importance systématique est presque nulle (appareil de Weber mis à part), nous ne disposons pas encore de tous les éléments nécessaires. Toutefois, les données recueillies nous mettent en mesure d'écarter définitivement certaines suppositions émises, d'en confirmer d'autres et de présenter un essai de classification, c'est à cela donc que nous nous bornerons pour le moment.

Avant d'entrer dans le détail, disons quelques mots de la systématique des Silures.

Pour Cuvier et Valenciennes, les termes de Silures ou *Siluroïdes* désignaient tous les Malacoptérygiens physostomes dont la peau est privée d'écailles ou munie de plaques osseuses (rappelant celles des Ganoïdes) et la bouche pourvue de barbillons. La famille ainsi définie réunissait une trentaine de genres. Elle fut subdivisée par Günther en 8 groupes comprenant chacun 1 ou plusieurs sous-familles (voir Traité d'Ichthyologie, 1886). Mais en 1864 déjà, Bleeker[1] ayant remarqué qu'on ne pouvait réunir en une seule famille des Poissons aussi divers, avait créé 6 familles. Ce nombre fut porté à 11 par Gill[1] en 1872 et enfin à 28 par Regan en 1911. Pour cet auteur, les Silurides proprement dits ne comprennent plus qu'un nombre très restreint de formes; les genres *Pimelodus* et *Ameiurus* par exemple appartiennent chacun à une famille distincte de même valeur systématique que les Loricaridés ou les Trichomyctéridés. Cette classification ne semble pas avoir été adoptée par tous les auteurs. Eigenmann (1921 *a*) du moins concer-

[1] Cité d'après Eigenmann (1890), p. 8.

va les divisions qu'il avait opérées en 1890 et qui correspondent à peu près à celles de Gill. Les voici telles qu'il les présente dans son ouvrage sur les Némathognathes de l'Amérique du Sud:

Ordre: Nemathognathi

	Familles:	Sous-familles:
I	Bunocephalidae	Bunocephalinae
		Platycephalinae
II	Diplomystidae	
III	Siluridae	Tachisurinae
		Callophysinae
		Pimelodinae
		Bagrinae
		Doradinae
		Auchenipterinae
		Ageniosinae
		Clariinae [1]
		Silurinae [1]
		Malopterurinae [1]
IV	Hypophthalmidae	
V	Pygidiidae	Cetopsinae
	(Trichomycteridae)	Pygidiinae
		Stegophilinae
VI	Argiidae	
VII	Loricariidae	Loricariinae
		Hypaptopominae
		Plecostominae
VIII	Callichthiidae	

Nous adopterons ici cette classification parce qu'elle nous paraît mieux rendre compte des parentés que celle de Regan.

Les auteurs qui ont parlé du *Phreatobius* ont émis quelques suppositions au sujet de la place qu'il occupe dans la famille des

[1] Ces sous-familles appartenant à l'Ancien Monde et élevées au rang de familles par beaucoup d'auteurs, sont ajoutées par nous d'après Bridge (1910). Ce tableau ne renferme qu'une partie des sous-familles actuellement établies, nous n'avons pas eu sous la main de tableau complet.

Silures. GOELDI (1904) dans sa note (publiée dans les Comptes rendus du 6me Congrès international), estime que ce Poisson présente des affinités avec les Trichomyctéridés d'une part et de l'autre avec les Cetopsidés, mais qu'il possède en outre une série d'importants caractères qui oblige à lui faire une place à part entre ces deux groupes [1].

FUHRMANN (1905) releva les analogies qu'il présente avec les *Clariinae* et en particulier avec les Silures marins du genre *Plotosus*, caractérisées par la grande extension de leur empennage caudal.

EIGENMANN enfin (1917) dit simplement: *Typhlobagrus* and *Phreatobius* ..... belong to the *Pimelodinae*; et plus loin: *Phreatobius* is more remotely related to *Heptapterus*, another but very different member of the *Pimelodinae.* Or les Pimelodes sont une sous-famille des Silurides tandis que les Trichomycteridés (*Pygidiidae*), les Cetopsidés et même les Clariidés (selon beaucoup d'auteurs) forment autant de familles à part. Ainsi, l'observation de EIGENMANN est loin de correspondre à celles des auteurs que nous avons cités, mais (comme nous l'avons signalé déjà, p. 292), c'est elle qui, à tous égards, est la plus satisfaisante. Notre étude l'a confirmée sur bien des points. Nous nous attacherons donc à montrer toutes les relations existant entre *Heptapterus* et *Phreatobius*, ce qui nous permettra de mieux faire valoir ensuite les caractères propres à ce dernier genre. Mais, tout d'abord, voyons en quoi il diffère des Trichomyctéridés, des Cétopsidés et des Clariidés.

Les Trichomycteridés ou Pygidiidés réunissent un certain nombre de Poissons sud-américains, la plupart très petits et effilés que l'on désigne communément sous le terme de Vandellies. Ils sont caractérisés par leur nageoire dorsale située en arrière des ventrales et la présence très fréquente d'épines operculaires. Les plus petites espèces sont accidentellement parasites de l'homme, en s'introduisant dans ses voies urinaires. Parmi les grandes espèces signalons le *Pareiodon microps* dont il a été question à plus d'une reprise dans les chapitres précédents. L'œil enfin est toujours réduit et

[1] « Ueberhaupt lassen sich eine Reihe von Berührungspunkten auffinden, die Teils zu den Tricomycterinen, Teils zu den Cetopsiden hinüber weisen. Dabei bleiben aber doch auf der anderen Seite wieder gewichtige Charaktere zur Genüge, die auf eine isolierte Stellung zwischen diesen 2 benannten Siluriden Gattungen schliessen lassen. »

souvent caché sous la peau. On comprend qu'à première vue le *Phreatobius* puisse rappeler ces Poissons, mais un examen attentif révèle immédiatement de profondes différences. Extérieurement déjà, il s'en distingue par la forme de sa bouche (aucun Pygididé n'est prognathe), la taille et la place de ses barbillons, l'absence d'armature operculaire. En ce qui concerne l'anatomie, signalons la vessie natatoire libre, c'est-à-dire non emprisonnée dans une capsule osseuse et dépassant de beaucoup, en arrière, les vertèbres coalescentes.

Les Cetopsidés comprennent des formes de plus grande taille également sud-américaines, à n. dorsale située en avant des ventrales. En 1890, Eigenmann en faisait une sous-famille des Pygidiidae, mais ils en sont actuellement séparés pour des raisons anatomiques. Le *Phreatobius* s'en distingue par l'absence de dents vomériennes et par la forme et la position de ses nageoires.

Les Clariidés et les Plotosidés appartiennent à l'Ancien Monde. Si les analogies externes qu'ils présentent avec notre Poisson avaient été confirmées par l'anatomie, le *Phreatobius* aurait pu figurer parmi les espèces fournissant un argument en faveur de la théorie de l'ancienne jonction de l'Amérique à l'Afrique. En effet, la région de Marajò est selon Wegener un des derniers points de contact entre ces terres. Ainsi, ce Poisson resté dans les eaux souterraines aurait pu conserver les caractères d'un groupe africain. Il possède cependant quelques particularités importantes le séparant du genre *Plotosus*, telles l'absence d'éperon à la dorsale, 6 barbillons (au lieu de 8-10) et pas de dents vomériennes. Il faut donc le placer ailleurs.

Heptapterus est un genre de Silurides que Günther avait rapproché des Trichomyctéridés, mais qui fut ensuite transféré par Eigenmann dans la sous-famille des Pimelodinae. Regan le place également dans ce groupe qui pour lui constitue une famille (*Pimelodidae*). Nous nous sommes servis pour la comparaison d'un exemplaire de 6 cm. de long déterminé: *Heptapterus eigenmanni* Steindachner. Ses ressemblances avec le *Phreatobius* sont les suivantes:

1° Pectorales petites et sans éperon;

2° dorsale également inerme à 8 rayons (7 chez *Hept. Mustelinus*, *Phreat.*: 7) et placée au-dessus des ventrales;

3° anale très longue à 24 rayons (*Phreat.* 24);
4° caudale arrondie unie à l'anale et prolongée sur la face dorsale de l'extrémité du corps;
5° l'adipeuse n'existe pas en temps que nageoire séparée, elle peut être comprise dans la prolongation de la caudale;
6° barbillons au nombre de 6 (2 maxillaires + 4 mentionniers);
7° dents sur le prémaxillaire et le dentaire;
8° vessie natatoire réniforme comprenant une chambre antérieure et 2 chambres postérieures séparées par une cloison longitudinale;
9° apophyses transverses des vertèbres coalescentes unies à leur base seulement [1].

Ainsi, comme on voit, les termes de rapprochement entre le *Phreatobius* et l'*Heptapterus* sont nombreux. Nous n'avons signalé ici que les principaux et en particulier ceux qui ont une valeur systématique reconnue. Mais il existe aussi des différences. Elles ne portent pas toutes sur des caractères figurant dans les diagnoses mais elles n'en sont pas moins importantes.

Pour les mettre mieux en valeur, nous avons dressé le tableau comparatif suivant:

Phreatobius cisternarum Goeldi.	*Heptapterus eigenmanni* Steindachner.
1. Allongement du corps.	
$\frac{h}{l} = \frac{1}{11}$ [2] [4] $\quad \frac{\text{tête}}{\text{corps}} = \frac{1}{2{,}09}$ [3]	$\frac{h}{l} = \frac{1}{7} \quad \frac{\text{tête}}{\text{corps}} = \frac{1}{1{,}57}$
2. Nombre de vertèbres.	
62 (corps 23; queue 39).	49 (corps 15; queue 34).

[1] C'est un des caractères qui distinguent pour REGAN les genres *Pimelodella*, *Heptapterus* et *Nannoglanis* des Pimelodes typiques.
[2] Hauteur du corps à la ceinture scapulaire.
[3] Longueur de la tête prise du museau à l'extrémité de l'opercule; corps, de ce dernier point à l'anus.
[4] Longueur du corps de la première vertèbre à la base des rayons de la n. caudale.

3. Mâchoire inférieure.

plus volumineuse que la mâchoire supérieure et la dépassant notablement.	moins volumineuse que la mâchoire supérieure et ne la dépassant pas.

4. Muscles masséters.

se réunissent au vertex et atteignent la neurapophyse de la vertèbre III; recouvrent presqu'entièrement la fontanelle fronto-occipitale.	laissent à découvert le frontal et le supra-occipital et ne dépassent pas en arrière, la crête postérieure de l'hyomandibulaire.

5. Fontanelles.

une seule fontanelle très large et très longue occupant la plus grande partie du plafond de la cavité cranienne.	deux fontanelles très étroites, séparées par un isthme situé un peu en arrière des yeux.

6. Nageoires.

prolongations de la caudale munies de rayons accessoires dans toute leur étendue (50 dorsaux et 22 ventraux; environ 2 par somite de part et d'autre).	prolongations membraneuses, 10 rayons (5 supérieurs, 5 inférieurs) seulement portés par les 3½ derniers somites.

On voit que les proportions des différentes régions du corps varient passablement d'une espèce à l'autre. L'*Heptapterus* doit son allure élancée surtout à l'allongement de sa région caudale. On peut aussi établir le rapport de longueur d'après le nombre des vertèbres de ces 2 Poissons et on obtient pour le corps:

$$\frac{Phr.:\ 23}{Hept.:\ 15} = 1{,}53$$

et pour la queue: $$\frac{39}{34} = 1{,}01.$$

Chez le *Phreatobius*, le corps est donc sensiblement plus long que chez l'*Heptapterus*.

Le nombre total des vertèbres du *Phreatobius* dépasse de 2 unités le maximum indiqué par REGAN pour les Pimélodes; mais pour un Poisson presque anguilliforme, il est encore relativement restreint. Cela tient à ce que la vertèbre, prise isolément, est passablement plus allongée que celle des autres Silures, du moins de ceux que nous avons examinés. Ce fait témoigne peut-être d'une action du milieu. Les cavernicoles (Protée, Typhlomolge, etc.) sont fréquemment de forme plus allongée que leur plus proches voisins vivant au jour. Au point de vue systématique, ces différences numériques ont certainement leur importance. D'après les chiffres de REGAN, les Pimelodes qui ont 60 vertèbres possèdent une queue relativement plus longue que ceux qui en ont 42. Or chez le *Phreatobius* qui a 62 vertèbres, c'est le corps, au contraire, qui concourt le premier à l'accroissement numérique de celles-ci.

Les dimensions de la mâchoire inférieure distinguent aussi notre Poisson de tous les Pimelodes, autant que nous pouvons en juger. Il faut aller jusqu'au *Silurus glanis* pour retrouver ce caractère.

Les masséters présentent chez le *Phreatobius* un développement tout à fait extraordinaire (fig. 14). Leur volume est évidemment proportionnel à celui de la mandibule mais même chez le *Glanis* il est loin d'atteindre, par rapport au reste de la tête, l'amplitude que l'on observe ici, puisque chez ce Silure le milieu de la tête n'est pas couvert par ces muscles, lesquels s'arrêtent à l'extrémité du crâne. Pourtant, à ce point de vue, c'est du *Glanis* que le *Phreatobius* se rapproche le plus. Aucun Pimelode n'a des masséters recouvrant les fronto-occipitaux. Chez beaucoup d'entre eux, la face supérieure de la tête se couvre de plaques osseuses dermiques soudées au crâne et ne laissant aux muscles que les régions jugulaires et operculaires.

Chez les Pygidiidés, par contre, il existe des formes dont le crâne est couvert par des muscles. C'est le cas du *Pareiodon microps*; mais ces muscles sont, sur le frontal, les releveurs du maxillaire, sur l'occipital, les releveurs de l'opercule (dont la mobilité très grande est en relation avec les épines qu'il porte); les masséters atteignent la ligne de faîte des frontaux et des occipitaux, mais ne se rejoignent pas sur la ligne médiane et ne dépassent pas l'opercule.

Il existe peut-être des Silures possédant des masséters compara-

bles à ceux du *Phreatobius* (nous n'avons pas pu passer en revue le millier d'espèces du groupe), mais nous ne saurions guère dans quelle sous-famille les chercher, si ce n'est dans les *Silurinae*.

Ce qu'il importe de dire pour l'instant, c'est que ce caractère n'est pas d'un Pimélode et n'existe pas chez l'*Heptapterus*, qui, à bien des égards, peut être considéré comme un intermédiaire entre les Pimélodes typiques et le *Phreatobius*.

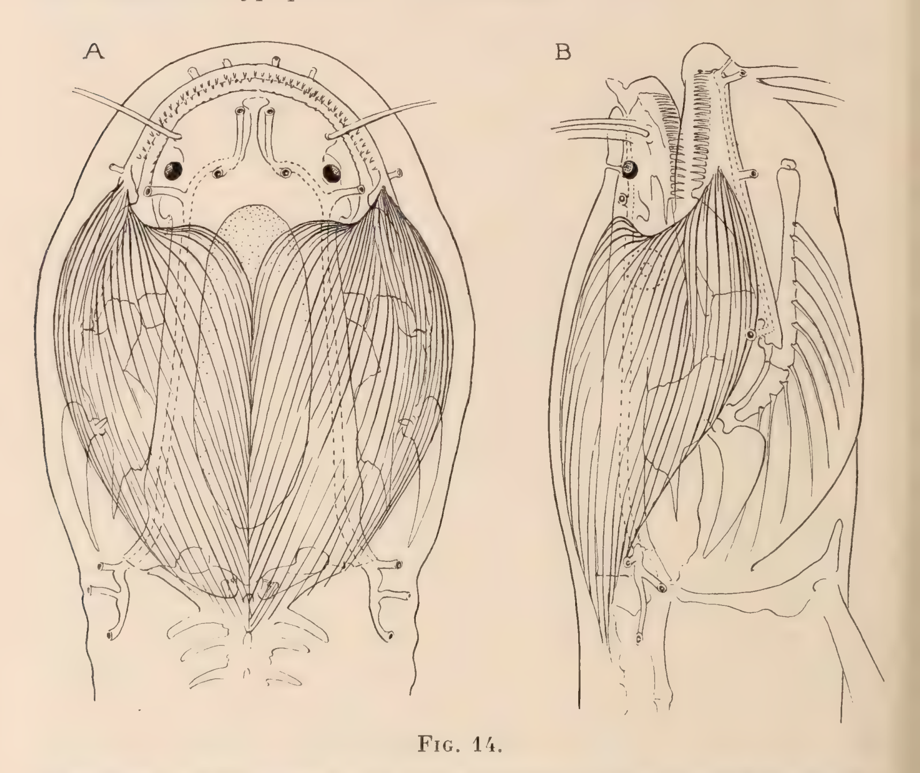


FIG. 14.

Extension des masséters (M). La place occupée par l'œil chez *Heptapterus* est indiquée en pointillé sur le dessin de droite.

Nous avons déjà parlé (p. 292) de la grande extension des *rayons accessoires de la caudale*, comme d'un caractère propre au *Phreatobius*. Ces rayons existent chez tous les Silures mais leur nombre varie en général dans des limites assez restreintes, d'habitude, ils vont en décroissant à mesure que l'on s'éloigne de la nageoire proprement dite et n'existent plus au niveau du dernier rayon de l'anale. Chez les *Clarias*, les *Saccobranchus* et les *Silurus*, l'anale

rejoint la caudale mais sans se souder à elle; chez certains Pygidiides, ils sont tant dorsalement que ventralement assez nombreux mais comme chez les Pimélodes ils s'arrêtent avant de toucher l'anale. Nous avons vu que chez l'*Heptapterus* une expansion membraneuse existe aux endroits occupés par ces rayons chez le *Phreatobius.* L'expansion précède le rayon. Il y a donc parenté. Cette différence (N° 6 du tableau) ne suffirait pas à elle seule, à placer le *Phreatobius* en dehors des Pimelodinae. On reconnaît les rayons accessoires de la queue à leur aspect plus grêle et au fait qu'ils sont au nombre de 2 par somite (voir pl. 2, fig. 4), tandis que dans l'anale chaque segment ne porte qu'un rayon. Une caudale prolongée sur les faces supérieures et inférieures se présente notamment chez les Plotoses comme nous l'avons dit; mais chez eux, d'après la planche de Cuvier, il semble qu'on ne distingue pas de limite nette entre le domaine anal et le domaine caudal.

Avant de conclure, il nous reste à dire encore quelques mots du crâne. La figure que nous en donnons ici présente encore bien des lacunes: ainsi le contour exact de chaque os n'a pas pu être établi partout. Il est très long de rechercher le tracé des sutures d'après des coupes et même en étudiant l'exemplaire immergé dans la tétraline. Nous sommes cependant en mesure d'indiquer les traits principaux.

Le crâne du Phreatobius (fig. 15) frappe au premier coup d'œil par sa *fontanelle* qui a conservé des dimensions tout à fait remarquables. Elle est si grande que les frontaux, parfaitement ossifiés, se trouvent réduits à deux tubes entourant les canaux de la ligne latérale. La membrane qui l'occupe est extrêmement fine, à peine plus épaisse qu'une aponévrose. Une pareille disposition est probablement en rapport avec le développement des masséters, lesquels fournissent une protection suffisante au cerveau. Mais il reste en avant un espace triangulaire que la peau seule recouvre. Le crâne présente ainsi un aspect embryonnaire bien que le cartilage n'y soit pas abondant. Il doit y avoir eu pour toute la région fronto-occipitale un arrêt du développement normal. Nous n'avons pas trouvé d'exemples d'un semblable arrêt chez les autres Silures.

La région *ptérygoïdienne* a pour Regan (1911) une importance systématique, mais en comparant ses données de celles d'Allis (1904) nous avons trouvé des contradictions assez embarrassantes. Regan indique pour les *Ameiurinae:* absence de ptérygoïdes, or

Ameiurus, d'après Allis, possède un métaptérygoïde bien caractérisé. Nous ne voulons donc pas nous servir ici de ce critère. Chez le *Phreatobius*, il existe une lame triangulaire placée horizontalement dans les tissus du plafond de la cavité buccale et insérée au bord supérieur de l'os carré. Le palatin n'existe pas comme os isolé, cette lame représente donc à elle seule tout l'appareil palatoptérygoïdien (voir fig. 15, pt-p).

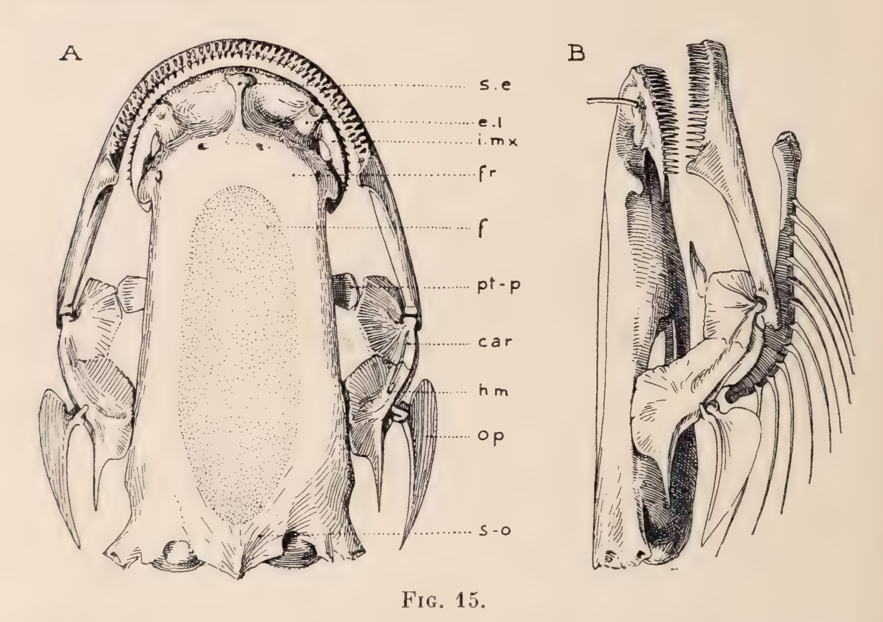


Fig. 15.

Crâne du *Phreatobius* reconstruit d'après les coupes et l'immersion de l'exemplaire III dans la tétraline. *car* = carré; *c-hy* = cérato-hyal; *e.l* = ethmoide latéral; *f* = fontanelle; *fr* = frontal; *hm* = hyomandibulaire; *i.mx* = intermaxillaire; *op.* = operculaire; *pr* = préoperculaire; *pt-p* = ptérygopalatin; *s.e* = supra-ethmoïde.

L'hyomandibulaire présente à son bord postérieur une longue épine qui ne se retrouve pas chez *Heptapterus* (ni chez *Ameiurus* et *Silurus*). L'operculaire a l'aspect d'une faux.

La crête du dentaire s'abaisse brusquement en arrière de la dernière dent.

L'ethmoïde supérieur ne présente pas de cornes à son extrémité distale.

L'ethmoïde latéral s'étend jusqu'à l'inter-maxillaire et porte, comme chez le *glanis*, l'insertion du barbillon supérieur.

La région voisine de l'œil est difficile à analyser. Nous n'apercevons aucune trace de cavité orbitaire proprement dite. L'œil est un peu au-dessus d'une arête du frontal, arête aboutissant vers l'arrière à une apophyse recourbée. Cette région présente, chez l'*Heptapterus*, un aspect tout à fait différent: l'œil emprunte la cavité située entre l'apophyse externe du frontal et l'hyomandibulaire. Cette différence dans la position de l'œil est certainement importante. Elle peut être ajoutée à celles qui ont été indiquées plus haut (voir tableau comparatif).

Par la forme de son crâne, le *Phreatobius* diffère notablement de l'*Heptapterus* (et des Pimélodes en général). Nous avons vu que ses proportions, le nombre de ses vertèbres, ses muscles et nageoires l'en distinguent aussi à des degrés divers. C'est pourquoi nous estimons que sa place n'est pas parmi les Pimelodinae. Nous serions assez tentés de le faire appartenir à une famille à part. Mais nous avons vu qu'il possède tout de même des affinités certaines avec les Silures types. Aussi proposons nous de le ranger dans une sous-famille des *Siluridae* qui se nommera tout naturellement les *Phreatobinae.* Cette classification nous paraît la plus rationnelle. En adoptant le système de Regan, il faudrait élever cette sous-famille au rang de famille, mais comme nous l'avons dit au début de ce chapitre, ce système trop divisé ne semble pas rendre les parentés d'une manière entièrement satisfaisante. Nous avons donc:

Famille:	Siluridae.
Sous-famille:	*Phreatobinae.*
Genre:	Phreatobius.
Espèce:	cisternarum.

CHAPITRE VII

Remarques générales.

En parlant de la position systématique du Phreatobius, nous avons passé en revue ses caractères externes les plus marquants et les particularités essentielles de son squelette, il nous suffira donc

ici de résumer les observations faites sur ses téguments et ses organes de sens (chapitres II à V).

L'épiderme, épais de 30 à 60 μ ,n'est pas pigmenté, il renferme un nombre considérable de cellules en massues qui y forment une assise atteignant en moyenne les trois quarts de son épaisseur et des cellules muqueuses dont la densité s'élève, dans la région dorsale, à 1250 par mm^2.

Le derme a 10 μ d'épaisseur moyenne; il repose sur une assise conjonctive renfermant des *mélanophores* uninucléés assez uniformément disséminés sur les faces supérieures, mais dont la densité décroît sur les flancs et qui manquent à la face inférieure.

Les bourgeons terminaux (organes gustatifs) ont leur siège principal sur les barbillons, ils abondent encore sur les lèvres et dans la muqueuse buccale, le reste du corps en est moins densément pourvu, mais ils existent jusque sur la nageoire caudale.

L'appareil rhéotactique (système latéral) comprend:

1° les papilles épidermiques qui présentent deux formes distinctes: A. *les mamelons* sensoriels, organes pyriformes occupant toute l'épaisseur de l'épiderme et munis à leur sommet d'un petit cratère où baignent les cils de ses cellules sensibles; B. *les fossettes* sensorielles organes de forme plus ramassée, toujours situés à la base de l'épiderme et déterminant le plus souvent un enfoncement de celui-ci dans le derme, le cratère communique avec l'extérieur par une cheminée de longueur variable, les cellules sensibles ont un noyau sphérique. La fossette sensorielle (small pit organ, de Herrick), n'a été constatée jusqu'à présent que chez des Silurides tandis que le mamelon se retrouve chez tous les Téléostéens ainsi que chez les larves d'Amphibiens.

Les papilles épidermiques sont plus densément réparties sur la tête que sur le corps, elles ne sont pas disposées en chaînettes comme chez *Ameiurus*, *Silurus*, etc., mais prédominent dans certaines zones: arc mentonniers, joues, ligne de faîte des masséters. Les fossettes sont plus nombreuses que les mamelons. Un dénombrement effectué sur les coupes transversales a donné le résultat suivant: tête, 40 mamelons et 104 fossettes; corps, 40 mamelons et 46 fossettes; total, 230 organes.

2° *la ligne latérale* qui ne dépasse pas la région scapulaire; sa portion mandibulaire n'est pas reliée au canal principal. Il existe

de chaque côté, en tout, 10 pores dont 4 appartiennent au canal operculomandibulaire. A chaque pore correspond une papille ou tache sensorielle.

L'œil des 5 individus adultes que nous avons étudiés se trouve réduit à une petite vésicule de $0^{mm},13$ de diamètre focal moyen, entourée de toutes parts par le tissu conjonctif sous-cutané. Ses muscles n'ont laissé aucune trace, ses membranes sont restées à l'état de sclérochoroïde, très mince, sans pigment ni cartilage. Au point de vue morphologique, son développement paraît arrêté au stade où le feuillet rétinien nouvellement formé, remplit presque entièrement la cavité du bulbe primitif; la fissure choroïdienne n'est encore qu'à l'état d'ébauche. Histologiquement, ses assises ont subi une différenciation répondant à un stade plus avancé, suivie, pour quelques-unes d'entr'elles, d'une dédifférenciation ou atrophie; le cristallin n'a laissé que des traces problématiques.

Le *nerf optique* est presqu'entièrement résorbé, il n'en reste que quelques vestiges au voisinage immédiat de l'œil. Le chiasma n'existe plus, mais quelques fibres optiques se voient encore dans la région périphérique externe du thalamencéphale. *Les lobes optiques*, fortement réduits, n'occupent que le 1/12 de la longueur totale de l'encéphale; l'atrophie a atteint avant tout leur zone périphérique qui ne porte plus de fibres nerveuses tandis que les fibres optiques cérébrales offrent encore quelques faisceaux dans la zone interne.

Les *nerfs moteurs* de l'œil semblent avoir entièrement disparu.

L'encéphale, très volumineux, remplit à peu près la cavité crânienne; les corps striés occupent le 35 % de sa longueur. L'épiphyse est réduite à une petite vésicule arrondie; l'hyophyse est normale; la paraphyse et le sac vasculaire font défaut.

L'appareil de Weber offre un sinus impair atteignant l'extrémité du cavum et des atria nettement séparés communiquant chacun avec un sac paradural s'étendant jusqu'à l'insertion du nerf vague. La disposition des vésicules permet de considérer la macula du saccule comme l'organe récepteur principal des fluctuations de volume que subit la vessie. Un dispositif valvulaire grossièrement ébauché empêche l'endolymphe chassée du sinus impair de remonter dans l'utricule. Lors d'une forte dilatation du sinus, l'endolymphe utriculaire peut être attirée dans le saccule et dans ce cas la macula neglecta concourt à l'enregistrement de ce déplacement.

L'appareil statique occupe une très grande place dans l'arrière-crâne. Les canaux sont très larges et d'aspect encore embryonnaire. Le saccule renferme un gros otolithe discoïde.

Les capsules olfactives n'ont pas été étudiées histologiquement. Pour compléter ces données, disons simplement qu'elles présentent une muqueuse épaisse dont la surface se trouve notablement augmentée par des replis longitudinaux très accusés.

L'étude détaillée des organes gustatifs et rhéotactiques nous a amené à rechercher dans quelle mesure la cécité est compensée. On sait que les animaux aveugles présentent presque toujours un développement remarquable de quelqu'autre organe des sens: ouïe, toucher, goût, olfaction. Ce phénomène nécessaire au maintien de la vie est tout à fait général. Les Invertébrés comme les Vertébrés en fournissent de nombreux exemples. Toutefois, dès que l'on cherche à en établir l'origine, on rencontre de sérieuses difficultés. En effet, les cas particuliers démontrent que cette compensation n'est pas rigoureuse. On ne peut pas établir une relation définie entre l'hypertrophie et l'atrophie. Si l'on compare deux espèces du même genre: l'une aveugle, l'autre oculée, on ne trouvera pas toujours chez la première un plus grand développement des autres organes sensoriels. Il semble plutôt que dans bien des cas, la cécité a frappé une espèce déjà suffisamment douée au point de vue gustatif, tactile ou auditif, tout à fait capable, par conséquent, de se passer du sens visuel. Il existe cependant des exemples en faveur d'une exacte corrélation: PACKARD (1889) remarque que les Coléoptères aveugles des cavernes ont de plus longues antennes que leurs plus proches voisins pourvus d'yeux et vivant au jour. NORMAN (1926) constate que le *Caecorhamdia urichi*, Siluride aveugle récemment découvert dans une grotte de l'île de la Trinité, possède des barbillons un peu plus longs que *Rhamdia queleni* dont il dérive — et n'est peut-être qu'une simple variété caractérisée par l'atrophie oculaire —. D'autres exemples, bien que souvent cités à l'appui de cette thèse, sont moins probants. Ainsi, chez les Amblyopsidés aveugles (*Amblyopsis*, *Typhlichthys*, *Troglichthys*) des crêtes rhéotactiques (tactile ridges) sont généralement plus développées que chez ceux dont les yeux possèdent encore les éléments nécessaires à la vision (*Chologaster*). Mais il n'y a pas exact balancement entre la réduction de l'œil et le développement des crêtes. Le *Chologaster*

papilliferus, bien qu'ayant des yeux encore tout aussi grands que ceux du *Ch. cornutus*, est muni de crêtes presqu'aussi saillantes que celles de l'Amblyopsis. En revanche, chez le *Chologaster agassizii*, dont l'œil est très réduit, les crêtes ne sont qu'à peine indiquées. Il y a, en outre, des variations individuelles. Entre le nombre total des papilles supportées par ces crêtes et la rudimentation de l'œil, on ne peut pas établir de rapport défini. Les deux caractères particuliers à ce groupe de Poissons: développement de crêtes rhéotactiques et atrophie oculaire ne se compensent pas rigoureusement. Tout ce que l'on peut dire, puisqu'ils coexistent dans une même famille, c'est qu'il y a tendance à la compensation organique de la cécité par l'hypertrophie du sens latéral. Mais celà nous ramène au cas général et ne nous donne aucune indication sur la genèse du phénomène.

Enfin, la compensation, même grossière, ne semble pas toujours réalisée. Ritter (1893) a examiné à ce point de vue le *Typhlogobius californiensis*. Chabot aveugle, vivant sous les pierres du littoral californien; contre toute attente, il a trouvé chez lui des papilles sensorielles moins nombreuses que chez son plus proche voisin (*Lepidogobius*) dont les yeux sont normaux. Il y aurait eu, selon lui, dégénérescence *pari passu* des organes visuels et des organes tactiles (rhéotactiques). Le sens gustatif, toutefois, n'a pas été étudié. Vu sa grande importance, nous estimons cette recherche encore incomplète. Il se pourrait fort bien que ce Poisson anormal n'ait pas même des bourgeons gustatifs plus nombreux que ses congénères bien doués au point de vue visuel; il subsiste, grâce au fait que ses retraites lui offrent une très abondante nourriture (Crevettes).

Le *Phreatobius*, nous l'avons vu, possède un développement remarquable du sens gustatif et du sens rhéotactique et son appareil manométrique ne laisse rien à désirer. Si sa ligne latérale s'arrête au niveau des pectorales, des papilles dispersées la remplacent jusqu'à l'extrémité du corps. Mais ce développement n'a rien d'hypertrophié: l'Amiure est aussi richement pourvu en organes de ce genre et nous avons tout lieu de croire qu'il en est de même chez l'*Heptapterus*. Les Pimélodes et les Bagres sont munis de barbillons souvent très longs, si cette longueur nous renseigne en quelque mesure sur le développement du sens gustatif, nous n'avons aucune raison de considérer le *Phreatobius* comme mieux doué que ses congénères oculés. Mais, pour bien mener la comparaison,

il faudrait lui trouver un parent plus proche que ne l'est l'*Heptapterus.*

Les exemples qui viennent d'être cités ne paraissent pas confirmer l'hypothèse émise par Cuénot dans son remarquable ouvrage sur la genèse des espèces animales [1]. En effet, si, comme cet auteur le suggère, la compensation résulte simplement d'un déplacement de cellules appartenant au même système organique, elle doit être rigoureuse, les variations qu'offre la réduction oculaire chez les différents individus ou d'une espéce à l'autre devraient se traduire dans leurs organes tactiles par des variations de sens exactement opposé. Or ce n'est pas le cas; la compensation s'observe à l'échelle de la famille et du genre mais pas toujours à l'échelle spécifique ou individuelle. Il est vrai que le contrôle d'une semblable hypothèse présente de sérieuses difficultés surtout s'il s'agit de Vertébrés. L'étude du Poisson aveugle au stade où son œil offre son développement maximum aurait plus de valeur dans cette discussion. Pourtant, un fait est certain, c'est que chez les Silures l'atrophie oculaire est en retard par rapport à la progression des organes gustatifs. L'œil, dans bien des cas, conserve une structure qui le maintient fonctionnel alors que les organes du goût, de l'odorat et du sens latéral ont déjà acquis un développement qui devrait correspondre à sa complète disparition. C'est ici qu'entre en ligne de compte le côté physiologique de la question. Comme il nous semble avoir été trop souvent négligé, nous lui consacrerons quelques lignes.

L'étude histologique d'un organe nous renseigne sur ces possibilités de fonctionnement, mais ne nous permet pas toujours de dire dans quelle mesure il est utilisé. L'organe apte à la fonction n'est pas nécessairement employé ou l'est si peu qu'il peut fort bien se comparer à un organe atrophié. Tel est le cas de l'œil chez

[1] Cuénot, L., *La genèse des espèces animales*, 1921, p. 487 et 488, s'exprime comme suit: « ... il est bien possible que l'atrophie d'une région soit la suite nécessaire de l'hypertrophie d'une autre région du même système organique. On sait, par exemple, pour certaines espèces (et il est probable que c'est un fait général) que chaque organe comprend un nombre déterminé de cellules, rigoureusement fixe pour l'immense majorité des individus..... Supposons que les régions tactiles et olfactive présentent une orthogenèse progressive..., le nombre des cellules en rapport avec le tact et l'olfaction augmentera probablement et si le total reste constant il restera moins de cellules pour les autres organes des sens..... Je dirai volontiers que toute rudimentation d'organe et de fonction qui paraît déterminée par le non usage est en réalité corrélative de l'orthogenèse progressive d'une autre partie du même système organique. »

l'Amiure. Ce Poisson facile à élever en aquarium ne recherche sa nourriture qu'au moyen de son sens gustatif [1]. Des essais répétés nous ont prouvé que l'œil n'entre pas en fonction. L'animal, bien que très vorace, ne réagit vis-à-vis de l'appat qu'au moment où il a été atteint par les effluves qui s'en dégagent. C'est particulièrement frappant lorsque par hasard il passe dans le sillage de la proie qu'on lui a jetée. Il est pris d'une subite agitation et se met à parcourir l'aquarium en tous sens; peu à peu ses déplacements se restreignent à la région où se trouve l'appât et ce n'est que lorsqu'il est parvenu dans son voisinage immédiat qu'il le localise et s'en empare. La recherche dure en général 30 à 40 secondes. La sensibilité du Poisson est très fine. Il découvre facilement une boulette de viande d'un cinquième de millimètre de diamètre. Après avoir avalé l'appât, il revient à plusieurs reprises à l'endroit où celui-ci reposait et fouille activement le sable qui en a gardé le goût. Lorsque la boulette de viande tombe devant sa bouche, il la trouve parfois immédiatement, mais ce n'est pas par la vue, une boulette de papier ne suscite aucune réaction. Enfin la concurrence ne l'incite pas davantage à se servir de ses yeux; si on le place en compagnie de Vérons par exemple, il se laissera prendre toutes les proies. Ainsi donc, dans les fonctions essentielles de son existence, l'Amiure se comporte comme un Poisson aveugle. Peut-être utilise-t-il encore son œil dans le choix de ses retraites, mais ce n'est pas prouvé. Cette attitude est certainement frappante chez un animal dont l'œil possède tous les éléments nécessaires à la vision. La densité des cônes et des bâtonnets est moindre que dans l'œil de même taille d'une truitelle et les assises rétiniennes moins riches en noyaux mais le cristallin et le nerf optique sont normaux.

Comme on voit, le critère anatomique ne suffit pas. Cet exemple donne à penser que l'orthogénèse progressive des organes gustatifs (olfactifs et rhéotactiques) détermine chez le Silure des habitudes qui tendent à supprimer l'utilisation de l'œil. Cet organe persiste cependant. Il semble donc que la régression fonctionnelle précède la régression organique. Si la loi de compensation paraît démentie par l'anatomie, pratiquement elle est tout de même réalisée. Le nombre des Silures qui peuvent être regardés comme aveugles est certainement plus grand qu'il ne semble. Beaucoup sont nettement

[1] Et de son sens olfactif, également très développé.

préadaptés à la vie endogée. Il reste à démontrer la part qui revient à l'action du milieu car la rudimentation de l'organe ne paraît atteindre son maximum que chez les espèces cavernicoles. Est-ce une pure somation ? Nous ne le croyons pas. Il serait trop long de citer ici les genres offrant des cas semblables à celui de l'Amiure. Nous nous bornerons à indiquer ceux qui présentent des espèces dont l'œil est fortement réduit, disparu sous un épiderme normal et dans bien des cas totalement insensible à la lumière; ce sont les genres: *Brontes*, *Stygogenes*, *Amblyceps*, *Pimelodella-(Typhlobagrus)*, *Rhamdia-(Caecorhamdia)*, *Heptapterus*, *Bagroides*, *Gronias*, *Trogloglanis*, *Ageniosus*, *Tetramenichthys*, *Eutropius*, *Ailia*, *Chilbichthys*, *Uegitglanis*, *Cetopsis*, *Pareiodon*, *Pygidium*, etc. L'œil de ces formes n'a pas encore été étudié au point de vue histologique. Les auteurs qui en ont parlé se sont bornés à quelques indications relatives à la taille et à la situation. Un grand travail reste à faire; il permettrait d'obtenir un tableau très suggestif des étapes de cette orthogenèse régressive si fréquente chez les Silures. Le *Phreatobius* n'y figurerait pas au dernier rang. En effet, trois espèces sont citées comme n'ayant plus trace d'organe visuel. Ce sont *Trogloglanis pattersoni* Eig., *Typhlobagrus kronei* Ribeiro, *Caecorhamdia urichi* Norman. Or, chose curieuse, deux d'entre elles ne sont que de simples variétés aveugles d'espèces vivant au jour. Ainsi *Typhlobagrus* a été reconnu identique à *Pimelodella lateristriga* et *Caecorhamdia*, nous l'avons vu, ne diffère de *Rhamdia queleni* que par son atrophie oculaire et ses barbillons légèrement plus longs. Norman (1925) estima ces caractères suffisants pour justifier la création d'un genre nouveau, mais il reconnut que c'était faire une légère entorse à la systématique. Ribeiro [1] ayant trouvé sur 35 exemplaires de *Typhlobagrus* recueillis dans les « Cavernas das Areiras » près São Paulo, 1 individu normalement oculé, interpréta ce phénomène comme un retour au type ancestral. Mais c'était admettre la réversibilité de l'évolution. Depuis que l'on sait que la forme aveugle appartient à une espèce oculée connue, vivant au jour, la découverte de Ribeiro n'a plus de quoi surprendre. Il serait fort intéressant de trouver des exemplaires aveugles ailleurs que dans les cavernes. L'absence de formes intermédiaires montre que la cécité résulte d'une brusque mutation, que, jusqu'à plus

[1] Cité par Eigenmann (1917)

informé, l'on pourrait appeler adaptative puisqu'elle semble conditionnée par l'obscurité. Nous sommes encore beaucoup trop mal renseignés sur ces espèces pour oser insister davantage. Il serait indispensable de connaître leur genre de vie, leur reproduction, le stade embryonnaire auquel s'arrête le développement de leur œil enfin, avant tout, de voir si, réellement, les aveugles n'existent que dans les grottes.

D'une façon générale, nos connaissances sur la cécité des Silurides sont encore tout à fait insuffisantes. Nous manquons des données anatomiques, embryologiques et biologiques qui seules peuvent fournir une base sérieuse de discussion.

L'étude du *Phreatobius* est encore bien incomplète : 5 adultes seulement ont pu être examinés, nous ne savons rien du développement de ce Poisson, ses conditions d'existence nous sont à peu près inconnues. Etant donnée l'importance que l'on attache à ce dernier point, il nous paraît indispensable, en terminant, de consacrer quelques lignes au peu que l'on en sait.

Goeldi, dans ses notices, n'a pas décrit la citerne où il fit sa découverte et il ne nous a donné aucune indication sur la nature des terrains qui l'environnent. Les seuls renseignements que nous ayons sur le lieu d'origine du *Phreatobius* nous ont été obligeamment fournis par M. Th. Delachaux qui, il y a une dizaine d'années, eut un entretien avec ce savant. M. Delachaux nous a rapporté qu'il s'agissait d'un vaste bassin carré, entièrement couvert, sorte de chambre souterraine où l'obscurité devait être complète. Un peu de lumière y pénétrait chaque fois qu'elle entrait en emploi (et peut-être cet éclairement suffisait-il à maintenir chez le Poisson la légère pigmentation dorsale que nous avons décrite). Cette citerne était en mauvaise état ; nous avons vu qu'on dut la vider complètement pour la restaurer. On peut s'imaginer que le *Phreatobius*, grâce à sa petite taille, a pu facilement s'y introduire en utilisant les fissures qu'elle devait présenter. Mais d'où venait-il ? Question embarrassante à laquelle, faute de données, nous ne pourrons répondre d'une manière satisfaisante. Nous croyons utile cependant de signaler les hypothèses qu'elle suggère.

L'île de Marajò, d'après les géologues, est entièrement constituée par des alluvions quaternaires représentés par des sables et des argiles imprégnés d'eau de fond jusqu'à un niveau qui peut être facilement atteint par les sondages. Ces terrains ne se fissurent pas.

Il semble donc qu'aucun Poisson n'y puisse trouver accès. On ne se figure pas le *Phreatobius* se frayant un passage dans le sable compact à la manière d'un ver. Une canalisation souterraine se conçoit dans les graviers plus facilement que dans les sables. MARTEL (1919), il est vrai, signale le fait que de réels courants peuvent s'établir dans ces derniers et y ménager des canaux hébergeant une faune: « même dans les sables aquifères, il existe des vides, mobiles sans doute à cause du mouvement de l'eau, où des organismes, petits en somme (rarement supérieurs à 2 cm. de longueur) de la faune obscuricole peuvent sans périr être transportés d'un point à un autre ». Mais un pareil milieu ne saurait convenir au Poisson qui nous occupe; s'il l'utilise accidentellement, il ne pourrait y séjourner longtemps. Nous sommes obligés de supposer quelque part l'existence de cavernes constituant son habitat naturel. Les alluvions ont partout une forte épaisseur, mais il se peut qu'à certains endroits, non encore explorés par les géologues, cette épaisseur soit moins considérable et permette aux citernes d'atteindre le Tertiaire qui présente des fissures et des grottes comme on le trouve un peu plus en amont, dans la Serra do Errere. Cette hypothèse n'est cependant pas très vraisemblable. Nous devons supposer plutôt que le *Phreatobius* a trouvé un domaine souterrain dans les bancs de grès ferrugineux se présentant sous forme de blocs et de cailloux emprisonnés dans le sable et reposant toujours sur un banc d'argile. Ces blocs sont souvent disloqués, mais les fissures qu'ils offrent sont toujours remplies de sable vivement coloré par les oxydes de fer (KATZER); peut-être existe-t-il cependant, aux endroits où ils forment des assises régulières, des fissures où le sable ne s'est pas introduit, suffisamment spacieuses pour héberger une faune de Crustacés et de Poissons souterrains. Voilà tout ce que l'on peut dire pour l'instant au sujet des possibilités de vie souterraine en dehors des citernes.

Reste l'introduction par le haut. On sait qu'à la saison des pluies, la plus grande partie de l'île est sous l'eau. Les marais ou « mondogonos » qui s'étendent le long de la grande dépression qui traverse l'île de l'ouest à l'est se transforment chaque année en vastes lacs. La citerne où le Poisson fut découvert se trouve dans un pays de savannes qui échappe habituellement à l'innondation, cependant il est possible que l'eau ait pu se répandre jusqu'à elle lors des fortes crues. Dans ces circonstances, une faune de surface à pu

s'y introduire. Ainsi elle aurait servi d'asile à des espèces lucifuges fréquentant habituellement les fondrières et les excavations des berges. Le *Phreatobius*, dans ce cas, ne serait qu'un Poisson de marais qui a trouvé par hasard dans les citernes un lieu favorable à son existence.

Nous avons quelque peine à accepter cette dernière hypothèse. Certes, notre Poisson a des ancêtres épigés, mais son introduction dans le domaine souterrain ne paraît pas dater d'hier. Par son habitus général, il se rapproche beaucoup du Protée et des autres cavernicoles typiques. Spandl (1925) l'a placé d'emblée dans la catégorie des « typisch unterirdische Formen » qui répond à celle des troglobies de Cuénot. Il était totalement inconnu des indigènes et il avait échappé aux recherches des ichthyologues. Tout porte à croire qu'il trouve dans les anciennes alluvions de l'Amazone — malgré les difficultés que nous avons signalées — des espaces suffisants pour y vivre. Ajoutons que ses caractères sont non seulement embryonnaires mais encore archaïques, ce qui corrobore l'hypothèse d'un isolement très ancien en milieu pauvre. Voilà tout ce que l'on peut dire, en attendant qu'une recherche puisse être entreprise sur les lieux.

BIBLIOGRAPHIE

1869. Agassiz, Mme et M. Louis. *Voyage au Brésil.* Traduit de l'anglais par Félix Vogeli, Paris.

1883. Allis, E. Ph. *The anatomy and development of the lateral line system in Amia calva.* Journ. Morph., Vol. 2, No. 3.

1904. —— *The latero-sensory canal and related bones in fishes.* Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 21, p. 401-502.

1903. —— *On certain features of the lateral canals and cranials bones of Polyodon folium.* Zool. Jahrb., Vol. 17, p. 659.

1921. Aranda, F. *Anatomia comparada de los Siluridos.* Zaragozza.

1884. Beard, John. *On the segmental sense organs of the lateral line*, etc. Zool. Anz., Vol. 7, No. 161, p. 123; Vol. 8, No. 192, p. 220.

1926. Bertin, M. L. *La ligne latérale des Poissons.* La Pêche illustrée, N. S., No 61.

1900. Bloch, L. *Schwimmblase, Knochenkapsel und Weber'scher Apparat von Nemachilus barbatulus Günther.* Zeitschr. Naturw., Jena, Bd. 34 (n. s. 27), p. 1-64.

1893. Bridge, T. W. and Haddon, A. C. *Contribution of the anatomy of fishes. II. The air bladder and Weberian ossicles in the Siluroid fishes.* Phil. Trans. Roy. Soc. London, 184 B., p. 65-333.

1900. Bridge, T. W. *The air bladder audits connection with the auditory organ in Notopterus bornensis.* Journal of the Linnean Soc.

1908. Brohmer, P. *Die Sinneskanäle und die Lorenzinischen Ampullen bei Spinax-Embryonen.* Anat. Anz., Bd. 32, Heft 1/2, p. 25.

1873. Bugnion, Ed. *Recherches sur les organes sensitifs*, etc. *du Protée et de l'Axolotl.* Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., No 7.

1891. Bujor, P. *Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyson Planeri.* Thèse, Genève. Revue Biologique du Nord de la France, T. 3, p. 301-315; 325-339; 365-390; 417-426; 474-486; T. 4, p. 41-64.

1897. Bunker, F. S. *On the structure of the sensory organs of the lateral line of Ameiurus nebulosus.* Anat. Anz., Bd. 13, p. 25.

1893. Burckhardt, Rud. *Die Homologien des Zwischenhirndaches und ihre Bedeutung für die Morphologie des Hirns bei niederen Wertebraten.* Anat. Anz., Bd. 9, Nr. 5-6.

1894. —— *Zur vergleichenden Anatomie des Vorderhirns bei Fischen.* Anat. Anz., Bd. IX, Nr. 12.

1901. Burne, R. H. *Note on the innervation of the supraorbital-canal of the catfish (Chimaera monstrosa).* Proc. zool. Soc., Vol. I, p. 184.

1887. Charbonnel-Salle, L. *Recherches expérimentales sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire.* Ann. Sc. Nat., Zool. 7, sér. 2, p. 305-331.

1895. Collinge, W. E. *The sensory canal system of fishes.* II. *Teleostei suborder Physostomi.* Proc. zool. Soc., p. 275-299.
1905. Cox, U. O. *A revision of the caves fishes of North America.* Bur. Fisheries, p. 377-393.
1921. Cuénot, E. *La genèse des espèces animales.* Bibliothèque scientifique internationale (Paris, Alcan).
1926. Cunningham, J. F. *Blindness of cave animals.* Nature, p. 50.
1892. David, J. J. *Die Lobi inferiores des Teleostier- und Ganoidengehirns.* Inaug. Diss. Basel, 48 p.
1895. Deyl, J. *Ueber den Seenerven bei Siluriden und Acanthopsiden.* Anat. Anz., Bd. 11, Nr. 1, p. 6-16.
1886. Dogiel, A. S. *Ueber den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien.* Biol. Centralblatt, Bd. 6, p. 428-431.
1897. —— *Ueber die Nervenendigungen in den Geschmacksendknospen der Ganoiden.* Archiv f. Micr. Anat., Bd. 29, p. 769-789.
1890. Eigenmann, Carl H. and Eigenmann, Rosa. *A revision of the South American Nematognathi or Cat-fishes.* Occasional Papers of the California Academy of Science I.
1899. Eigenmann, C. H. *The eyes of the Amblyopsidae.* Archiv f. Entwicklungs-Mechanik, Bd. 8, p. 545-617.
1900*a*. —— *The structure of blind fishes.* Pop. Sci. Monthly, Vol. 57, p. 49-58. Ibid. *Causes of degeneration.*
1900*b*. —— *Causes of degeneration in blind fishes.* Pop. Sci. Monthly, Vol. 57, p. 399-405.
1901. —— *The history of the eye of Amblyopsis.* Proc. Indiana Acad. Sci., p. 101-105. — Science, n. s. No. 14, p. 631; No. 15, p. 523-524.
1907*a*. —— *The origin of the fish-fauna of the fresh waters of South America.* Proc. 7. Internat. zool. Congress, Boston, p. 958-959.
1907*b*. —— *The Cuban blind fishes.* Proc. 7. Intern. Congr., Boston, p. 697-698.
1909. —— *Cave Vertebrates of America. A study of degenerative evolution.* Washington D. C. Publication of the Carnegie Institution of Washington No. 104, 241 p., 29 pls.
1917. —— *Pimelodella and Typhlobagrus.* Mem. Carnegie Mus., Pittsburgh, Vol. 7, p. 229-258.
1918. —— *The Pygidiidae, a family of South American Catfishes.* Reprinted from the Memoirs of the Carnegie Museum, Vol. 7.
1919. —— *Trogloglanis Pattersoni, a new blind fish from San Antonio,* Texas. Proc. Amer. Philosophical Soc., Vol. 58, No. 6.
1921*a*. —— *The origin and distribution of the genera of the fishes of South America, west of the Maracaibo, Orinoco, Amazon and Titicaca basins.* Proc. Amer. phil. Soc., Vol. 60, No. 1.
1921*b*. —— *The nature and origin of the fishes of the Pacific slope of Ecuador, Peru and Chile.* Ibid., No. 4.

1925. Escher, K. *Das Verhalten der Seitenorgane der Wirbeltiere und ihre Nerven beim Uebergang zum Landleben.* Stockholm. (Thèse, Zurich.)

1908. Eternod et Robert. *Les chromatocytes. Note provisoire.* Anat. Anz. p. 121 (Ergänzungsheft).

1921. Fejervary, G. J. (von). *Quelques observations sur la loi de Dollo et l'épistréphogénèse en considération spéciale de la loi biogénétique de Haeckel.* Bull. Soc. vaud. Sc. Nat., Tome 53, p. 343-372.

1913. Franz, V. *Seeorgan.* Dans « Lehrbuch der vergleichenden microscopischen Anatomie der Wirbeltiere ». Publié par A. Oppel, Jena.

1886. Fritsch, G. Th. *Die äussere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses.* Sitzber. Akad. Wiss. Berlin, p. 415-436.

1879. Fries, S. *Mitteilungen aus dem Gebiete der Dunkelfauna.* Zool. Anz., p. 33.

1905. Fuhrmann, O. *Scleropages formosum und über Phreatobius cisternarum.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Aarau, Vol. 88, p. 50-51. — Archives des Sc. Phys. Nat., Genève, (4), sér. 20, p. 578-579.

1900. Goeldi, E. A. *Naturwunder der Insel Marajo im Amazonenstrom.* Die Schweiz, Bd. 4, p. 546-551.

1904. —— *Nova zoologica aus der Amazonas-Region. Neue Wirbeltiere.* Comptes-Rendus 6me Congrès internat. Zoologie, Berne.

1891. Guitel, F. *Recherches sur la ligne latérale de la Baudroie.* Arch. Zool. expér. et génér., série 2, vol. 9.

1909. Guyénot, E. *Les fonctions de la vessie natatoire des Poissons téléostéens.* Bull. Scientifique de la France et de la Belgique, 7me série, T. 43, fasc. 2, p. 203-296, 1 pl., 4 figs.

1912. Heilig, K. *Zur Kenntnis der Seitenorgane von Fischen und Amphibien.* Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt., p. 117-150, 2 pls.

1891. Herrick, C. J. *Contribution to the morphology of the brain of bony fishes.* Journ. comp. Neurol., No. 1, p. 211-245.

1901. —— *The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American Siluroid fishes.* Journal comp. Neurol, No. 11, p. 177-249, 4 pls.

1903*a*. —— *Cutaneous sense organs of fishes.* American Naturalist, Vol. 37.

1903*b*. —— *On the morphological and physiological classification of the cutaneous sense organs of the fishes.* Amer. Naturalist, Vol. 37, p. 313-318.

1894. Hill, Ch. *The epiphysis of Teleosts and Amia.* Journ. of Morphology, Vol. 9, No 2, p. 237-266.

1907. Hofer, Bruno. *Studien über die Hautsinnesorgane der Fische.* I. Teil: *Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen.* Berichte d. K. Bayer. Biolog. Versuchsstation, Bd. 1, p. 115-164.

1920. Holmgren, Nils. *Zur Anatomie und Histologie des Vorder- und Zwischenhirns der Knochenfische, hauptsächlich nach Untersuchungen an Osmerus eperlanus.* Acta zoologica, p. 137-315.

1919. Hüsemann, Otto. *Ueber den Verlauf und die Verteilung der Cranialnerven bei den Cyprinoiden.* Inaug. Dissert. Berlin, 36 p., 4 Tfn.

1894. Jaquet, M. *Recherches sur la vessie natatoire des Loches d'Europe* Rev. suisse Zool., T. 2, fascic. 4.

1898. —— *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du Silurus glanis.* Archives des Sciences médicales, Bucarest, No. 3-4, 5-6.

1899. —— (Suite.) ibid., N° 3-4.

1901. —— (Fin.) ibid., N° 5.

1899. Juge, Marc. *Recherches sur les nerfs cérébraux et la musculature céphalique du Silurus glanis.* (Thèse.) Rev. suisse Zool., T. 6, fasc. 1, Genève.

1912. Kammerer, P. *Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen, usw., bei Proteus anguineus.* Arch. mikr. Anat., Bd. 33, p. 349.

1903. Katzer, Fr. *Grundzüge der Geologie des unteren Amazonasgebietes.* Leipzig.

1893. Kohl, C. *Rudimentäre Wirbelthieraugen.* Bibliotheca zoologica, Original-Abhandlungen aus dem Gebiete der Zoologie, Heft 13 u. 14.

1906. Korner, O. *Können die Fische höhren* ? Arch. f. Hydrobiologie, Vol. 2.

1873. Leydig, Franz. *Anatomische Untersuchungen über Fische und Reptilien.* Berlin.

1879. —— *Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische.* Festschrift der Naturforsch. Ges. Halle.

1922. Lienhardt, R. *Expériences sur l'origine de la faune cavernicole.* C. R. Soc. Biol., tome 86, p. 402-404.

1915. Loeb, J. *The blindness of the cave fauna and artificial production of blind fishes embryos by hetrogeneous hybridization and by low temperature.* Biol. Bull. ,Vol. 29, N° 1, p. 50.

1894. Lundborg, H. *Die Entwicklung der Hypophysis und des Saccus vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien.* Zool. Jahrb., Bd. 7, p. 667.

1925. MacBride, E. W. *The blindness of cave animals.* Nature N° 818.

1891. Malme, G. O. *Studien über das Gehirn der Knochenfische.* Bihang K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 17, Afd. 4, Nr. 3.

1879. Marangoni, C. *Sulla vesica natatoria dei pesci.* Rivista Scientifica Industriale, No. 20.

1919. Martel, E. A. *L'évolution souterraine.* Paris.

1886. Matthiesen, H. F. L. *Ueber den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen und der Fische.* IV. *Das Auge vom Wels (Silurus glanis).* Arch. Gesam. Physiol., Bd. 39, p. 204-208.

1915. Möller, Karl. *Zur vergleichenden Anatomie der Siluriden.* Thèse, Neuchâtel.

1876. Moreau, A. *Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire.* Ann. Sc. Nat., Zool. 6, IV, 85 p., 2 pls.

1912. Murisier, P. *Influence de la lumière et de la chaleur sur la pigmentation cutanée des poissons, particulièrement en ce qui concerne le pigment mélanique.* Bull. Soc. vaud. Sc. Nat., Tome 48, sér. 5.

1921. —— *Le pigment mélanique de la Truite.* Rev. suisse Zool., Tome 28, p. 45, 149, 243.

1921*a*. Nachtsheim. *Die Rückbildung der Augen durch Mutation bei Drosophila.* Naturwiss. Wochenschr. N. F., Bd. 20, p. 648.

1921*b*. —— *Bemerkungen über die Blindheit der Hölentiere und ihre lamarkistische Deutung.* Ibid., Bd. 22, p. 239-240.

1908. Naumayr. *Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns der Siluroiden.* Verh. Anat. Ges. Verein, Bd. 22.

1926. Norman, J. R. *A new blind catfish from Trinidad with a list of the blind cave fishes.* Amer. Mag. nat. Hist., Vol. 18, fasç. 9, No. 106, p. 324.

1881. Nusbaum, Josef. *Ueber das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgane und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden.* Zool. Anz., No. 4, p. 552-556.

1899. Nusbaum, J. und Sidoriak, S. *Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgane und der Schwimmblase bei dem Schleimbeisser (Cobitis fossilis).* Anat. Anz., Bd. 16, p. 209-223.

1905. Oxner, M. *Ueber die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische, ihre Form, Verteilung, Entstehung und Bedeutung.* Inaug. Diss. Jena, 60 p., 4 pls.

1889. Packard, A. S. *Cave fauna of North America with remarks on the anatomy of the brain and origin of the blind species.* Mem. national Acad. Sc., Vol. 4, p. 3-156, 27 pls.

1910. Panschin, B. A. *Die peripheren Nerven des Hechtes.* Anat. Anz., Bd. 35, p. 443.

1914. Pape, Carl. *Beiträge zur Anatomie von Saccobranchus fossilis (Günther).* Jena. Zeitschr. Naturwiss., Bd. 52, p. 445-520.

1904. Parker, G. H. *The function of the lateral line organs in fishes.* Bulletin of the U. S. Bureau of Fisheries, Vol. 24, p. 183-207.

1912. Parker, G. H. and Sheldon, R. E. *The sense of smell in fishes.* Bulletin of the U. S. Bureau of Fisheries, Vol. 32.

1913. Parker, G. H. *The directive influence of the sense of smell in the dogfish (Chimaera).* Bull. of the U. S. Bureau of Fisheries, Vol. 33.

1914. Pfuller, A. *Beiträge zur Kenntnis der Seitenorgane und Kopfanatomie der Macruriden.* Jena. Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. 52.

1892. Pollard, H. B. *The lateral line system in Siluroids.* Zool. Jahrb., Bd. 5, p. 525-551, 2 pls.

1901. Ramsey, E. E. *The optic lobes and optic tracts of Amblyopsis spelaeus.* Journ. comp. Neurol., No. 11, p. 40-74.

1907. RAUTHER, M. *Einige Beobachtungen über die Hautdrüsen von Siluriden.* Ber. Oberhess. Ges. Natk. u. Heilk. Giessen (Naturwiss. Abt.), n. s., Bd. 1, p. 88-98.

1925. RAY LANKESTER. *The blindness of cave animals.* Nature, No. 745.

1905. REIS, Caroline. *Contribution à la morphologie des ossicules de Weber et de la vessie natatoire chez les Siluroïdes.* Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, p. 220-229.

1909. REGAN, C. T. *The classification of Teleostean Fishes.* Annals and Magazine of Nat. Hist., sér. 3, p. 75-89.

1911. —— *The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi.* II. *Siluroidea.* Ann. Mag. nat. Hist., sér. 8, p. 553-557.

1893. RITTER, W. E. *On the eyes, the integumentary sense papillae and the integument of the San-Diego blind fish (Typholgobius californiensis Steindachner).* Bull. Museum comp. Zoology, Harvard College, Vol. 24, No. 3, p. 51-102.

1926. ROCHON-DUVIGNEAU, E. *La vision chez les Poissons.* La Pêche illustrée, avril.

1912. SACHS, Marie M. *Die Weberschen Knöchelchen bei den Cyprinoïden der schweizerischen Fauna.* Rev. suisse Zool., Vol. 20, No. 14.

1898. SIDORIAK, S. *Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des endolymphatischen Apparates der Fische.* Anat. Anz., Bd. 15, No. 7, p. 93.

1890. SOERENSEN, W. *Om Forbeninger i Svommeblaeren, Pleura og Sammensmelting deraf med Hvirvelsoejlen saerlig hos Siluroiderne samt de saakaldte Waberske Knoglers Morfologi.* Mém. Acad. Roy. Copenhague, 6me sér., Cl. d. Sc., Vol. 6, No. 2.

1925. SPANDL, H. *Die Tierwelt der Unterirdischen Gewässer.* (Späologische Monographien, Bd. 11.) Wien.

1897. STAHR, H. *Zur Funktion der Seitenorgane. Eine Beobachtung an chinesischen Zierfischen.* Biol. Centralblatt 17 p. 273-282.

1914. STEINMANN Paul. *Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische.* Verh. d. deutsch. zool. Ges. Freiburg i. B. p. 278-290.

1914. —— *Ueber die Bedeutung des Labyrinthes und der Seitenorgane für die Rheotaxis und die Beibehaltung der Bewegungsrichtung bei Fischen und Amphibien.* Verh. naturforsch. Ges. Basel Bd. 25 p. 212-243.

1893. STUDNICKA F. C. *Sur les organes pariétaux de Petromyson planeri.* Vestnik Kral. Ceské Spolecnosti Nauk. Prague.

1895. —— *Anatomie der sogenannten Paraphyse* Sitzber Königl Bömischen Ges. Wiss -Math -Naturw. Kl., Nr. 5.

1897 —— *Studien über den Bau der Sehnerven der Wirbelthiere* Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. 37, 1897, p. 1-28, 2 pls.

1901. —— *Ueber eine eigentümliche Form des Sehnerven bei Syngnathus acus.* Sitzber. K. Bömisch. Ges. Wiss. Prag, Nr. 11, p. 1-9, 4 figs.

1912. —— *Ueber die Entwicklung und die Bedeutung der Seitenaugen von Ammocoetes.* Anat. Anz., Bd. 41, Nr. 20-22.

1906. Thilo, O. *Die Luftwege der Schwimmblase.* Zool. Anz., Bd. 30, p. 591-604.
1908*a*. —— *Die Bedeutung der Weber'schen Knöchelchen.* Zool. Anz., Bd. 32, p. 777-789.
1908*b*. —— *Die Entwicklung der Schwimmblase bei den Karpfen.* Zool. Anz., Bd. 32, p. 589-597.
1913. —— *Verknöcherte Schwimmblasen.* Zool. Anz., Bd. 41, p. 289-298.
1909. Tschernoff, N. D. *Ueber den Bau des Gehörorgans von Exocoetus.* Anat. Anz., Bd. 34, Nr. 3-4, p. 91.
1912. Uhlenhuth, Ed. *Transplantation des Amphibienauges.* Archiv f. mikr. Anat. d. Organismen, Bd. 33.
1905*a*. Volz, Walter. *Ueber das Auge von Periophthalmus und Boleophthalmus.* Mitt. d. naturforsch. Ges. Bern, p. 108-111.
1905*b*. —— *Zur Kenntnis des Auges von Periophthalmus und Boleophthalmus.* Zool. Jahrb., Bd. 22, Heft 2.
1884*a*. Wright, Ramsay. *The relationship between the air-bladder and auditory organ in Amiurus.* Zool. Anz., Bd. 7, p. 248-252.
1884*b*. —— *On the skin and cutaneous sense organs of Amiurus.* Proc. Canad. Instit. Toronto, n. s. 2, p. 251-269.
1884*c*. — *On the nervous system and sense organs of Amiurus.* Proc. Canad. Institut, Toronto, n. s., vol. 2, p. 352-384.
1882. Zelinka, C. *Ueber die Nerven der Cornea der Knochenfische und ihre Endigung im Epithel.* Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21, p. 202-239, 2 Taf.

EXPLICATION DES PLANCHES

LISTE DES ABRÉVIATIONS

ac = nerf acoustique.
ap. vis = appendices visuels (cônes ou bâtonnets).
b = bourgeon sensoriel.
b. m = barbillon maxillaire.
bp = bipolaire.
br = branchies.
C = cervelet.
cap = capillaire.
c. ép = cellules épidermiques.
ch = cheminée de la fossette rhéotactique.
co. str = corps striés (hémisphères).
cr = cristallin.
crt = cratère.
D = derme.
E = épiderme.
e. l = ethmoïde latéral.
e. ly = espace lymphatique.
ep = épiphyse.
f. c = fissure choroïdale.
f. conj = fibres conjonctives.
f. M = fibres de Müller.
fo = fossette.
fr = frontal.
g. h = ganglions habénulaires.
gl = glossopharyngien.
gr = granuleuse externe.
hy = hypophyse.
i = iris (ora serrata).
i. mx = intermaxillaire.
inf = infundibulum.
lag = lagena.
l. e = limitante externe.
l. i = lobes inférieurs.
l. o = lobes optiques.
l. olf = lobes olfactifs.
M = masséter.
m = musculature.
mas = cellule en massue.
m. b = muscle du barbillon.
me = méséthmoïde.
mél = mélanophore.
mu = cellule muqueuse.
mu. olf = muqueuse olfactive.
n = nerf.
n. mx = nerf maxillaire.
n. W = nerf de Weber.
o = œil.
o-c = ostéo-cartilage.
ot = otolithe.
pa = pallium.
pap. = papille sensorielle.
par = parasphénoïde.
pi = couche pigmentaire (tapetum nigrum).
po = pore.
rét = couche réticulaire.
s. c = scléro-choroïde.
sns = cellule sensorielle.
sou = cellule de soutien.
tr-fac = trijumeau-facial (nerfs V et VII).
va = nerf vague.
v. md = valvule mandibulaire.
v. nat = vessie natatoire.
v. s = vaisseau sanguin.

Planche 2.

Fig. 1, 2, 3. — *Phreatobius cisternarum* Goeldi, vue supérieure, latérale et inférieure. (Gross. × 5).

Fig. 4. — Squelette; dans la cavité abdominale, indication de la vessie natatoire et du foie.

Planche 3.

Fig. 5. — Photographie d'un des deux premiers exemplaires faite par E. Goeldi en 1904.

Fig. 6. — Coupe transversale passant par l'œil droit. Hémalun. (Gross. × 85.) Microphot. J. Baer.

Fig. 7. — Coupe longitudinale montrant l'œil et le lobe optique gauches. Hémalun et acide picrique. (Gross. × 40.) Microphot. J. Baer. 1925.

Planche 4.

Fig. 8. — Fossette sensorielle prise dans une région où l'épiderme est épais et le tissu conjonctif hypodermique abondant (lèvre inférieure). (Gross. × 600.)

Fig. 9. — Fragment de peau pris sur la joue: mamelon sensoriel et bourgeon terminal. (Gross. × 600.)

Fig. 10. — Fossette dans épiderme mince (sommet des masséters). (Gross. × 600.)

Fig. 11. — Mamelon, ibidem. (Gross. × 600.)

Fig. 12. — Muqueuse buccale avec bourgeon terminal. (Gross. × 600.)

Fig. 13. — Mélanophores de la région dorsale dans panicule adipeux hypodermique. (Gross. × 300.)

Fig. 14. — Trois coupes horizontales à travers l'épiderme: en bas, couche de Malpighi; au milieu, cell. en massues et mamelon; en haut, couche superficielle avec cell. muqueuses et bourgeon. (Gross. × 300.)

Fig. 15. — Dégénérescence pigmentaire d'un mamelon sensoriel. (Gross. × 600.)

Planche 5.

Fig. 16. — Coupe longitudinale demi-schématique du début du canal supraoculaire gauche. (Gross. × 200.)

Fig. 17. — Papille 1, coupe transversale montrant l'espace lymphatique réduit latéralement à deux canaux. Cartilage en hachures, os en noir plein. (Gross. × 400.)

Fig. 18. — Même papille, coupe longitudinale un peu oblique traversant, en arrière, la muqueuse. (Gross. × 400.)

Fig. 19. — Papille 6, côté droit, cell. muqueuses et noyaux dégénérés, nerf se joignant au *ramus lateralis vagi*, coussinet conjonctif très épais. (Gross. × 400.)

Fig. 20. — Œil gauche, coupe verticale, à peu près méridienne ; cristallin et corps vitré problématiques indiqués en pointillé. (Gross. × 300.)

Fig. 21. — Œil droit du même exemplaire (même orientation). (Gross. × 205.)

Fig. 22. — Rétine et sclérochoroïde. (Gross. × 1000.)

Fig. 23. — Œil gauche, coupe longitudinale à travers la région antéro-externe ; traces de cristallin et bord de la fissure choroïdale. (Gross. × 205.)

Fig. 24 et 25. — Coupes horizontales passant par le plus grand diamètre des yeux de l'exemplaire II ; désorganisation interne due au mauvais état de conservation de l'animal. (Gross. × 205.)

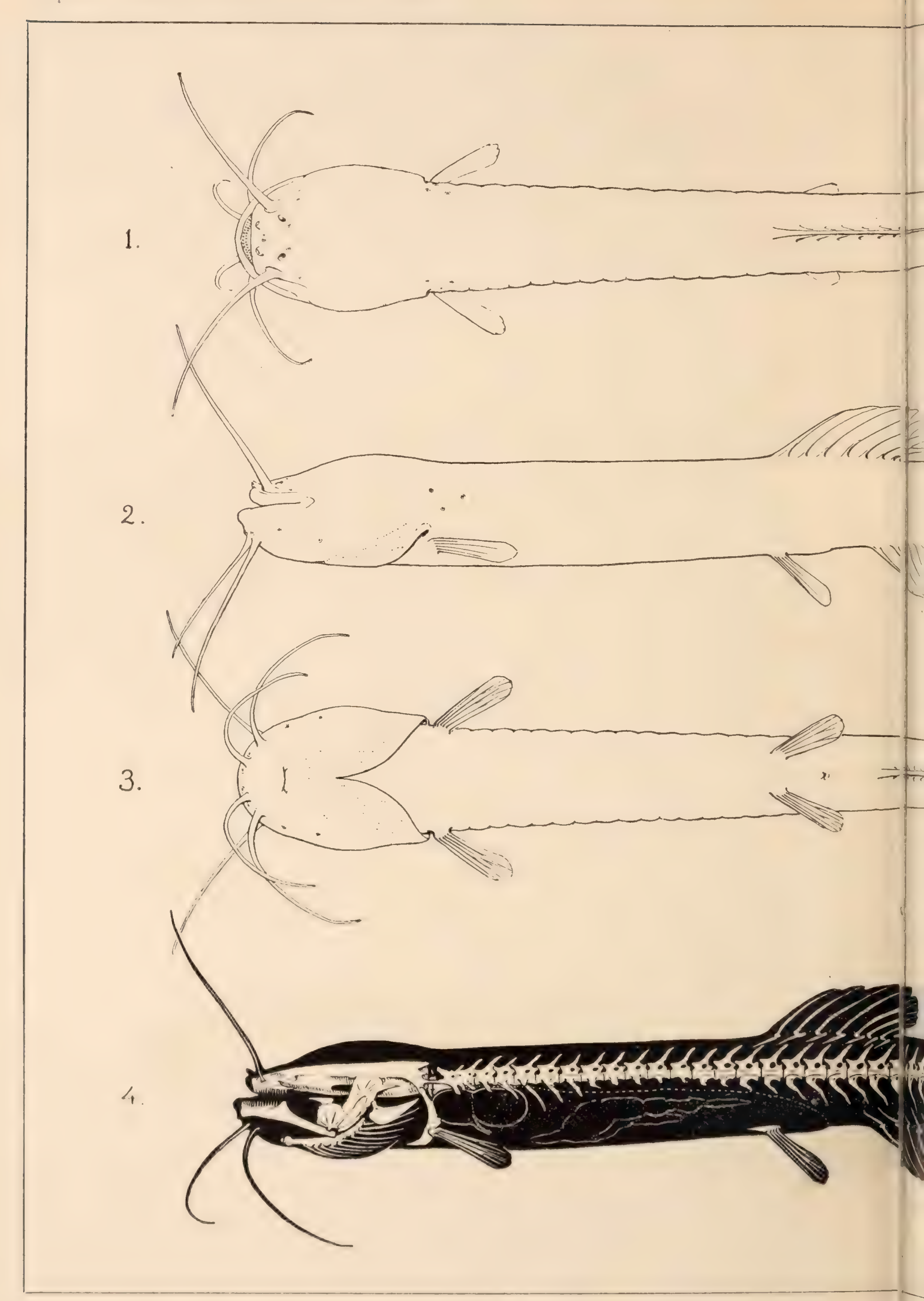
Planche 6.

Fig. 26. — Cerveau, reconstruction d'après coupes. A : côté, B : dessus, C : dessous. (Gross. × 33.)

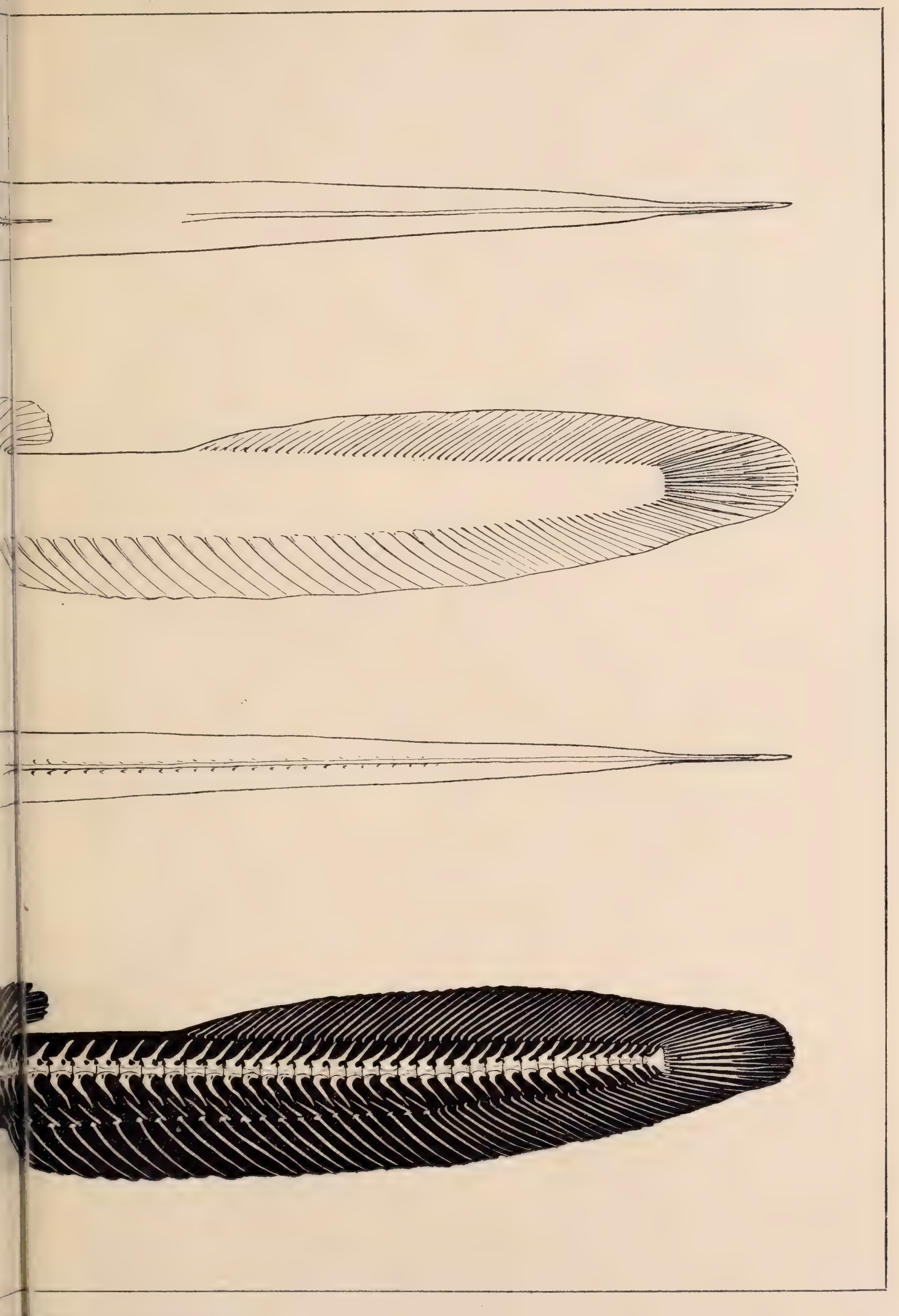
Fig. 27-32. — Six coupes à travers l'encéphale. (Gross. × 38.)

Fig. 33. — Coupe longitudinale passant par le plus grand diamètre de l'hémisphère gauche. (Gross. × 38.)

Fig. 34. — Coupe longitudinale suivant le plan de symétrie. (Gross. × 38.)



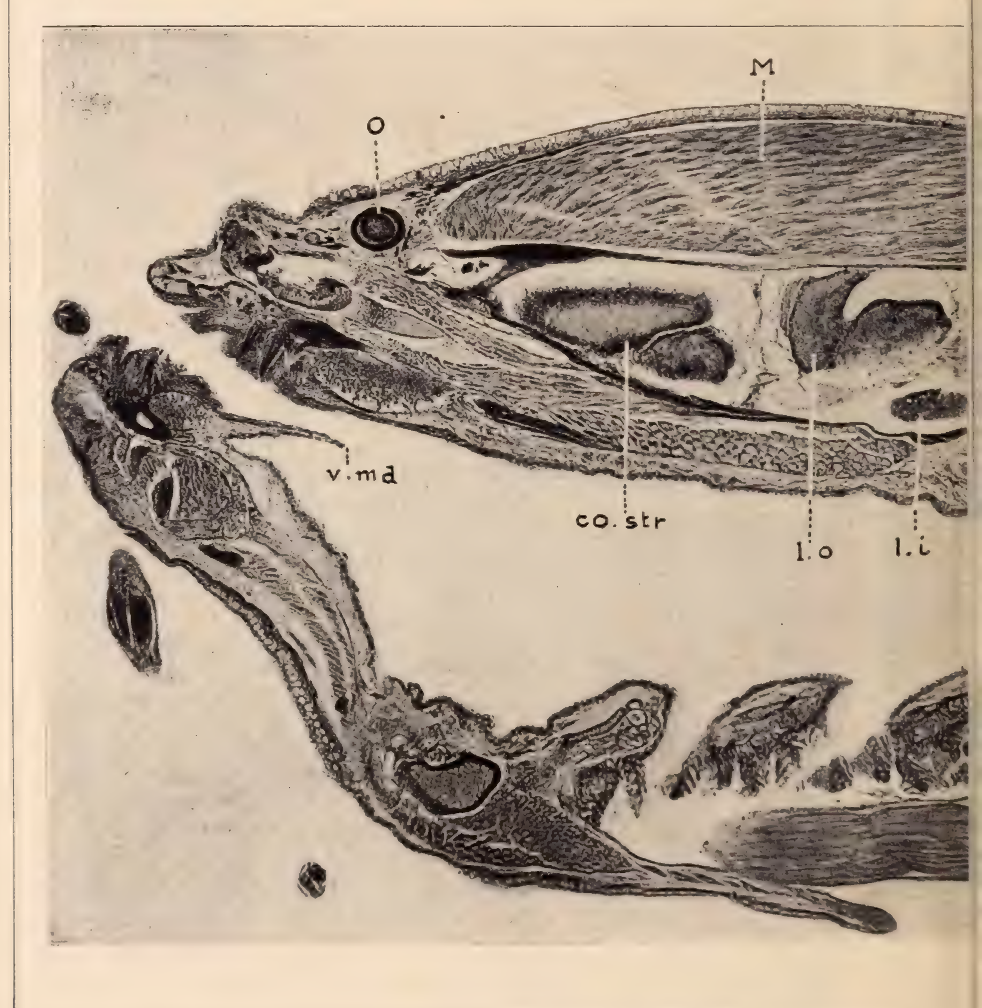
M. Reichel. — Phreobiu



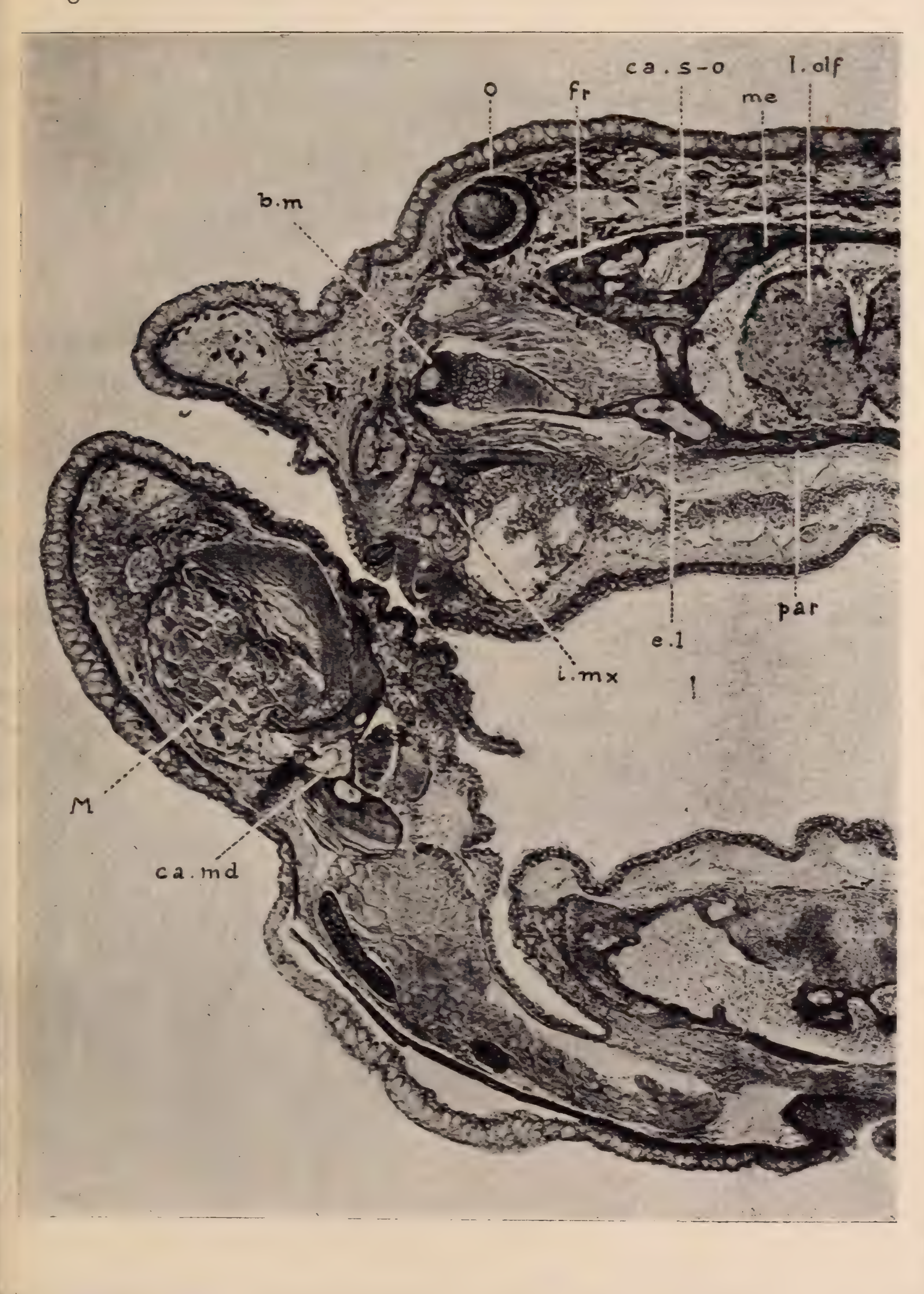
PHREA BIUS CISTERNARUM.

5

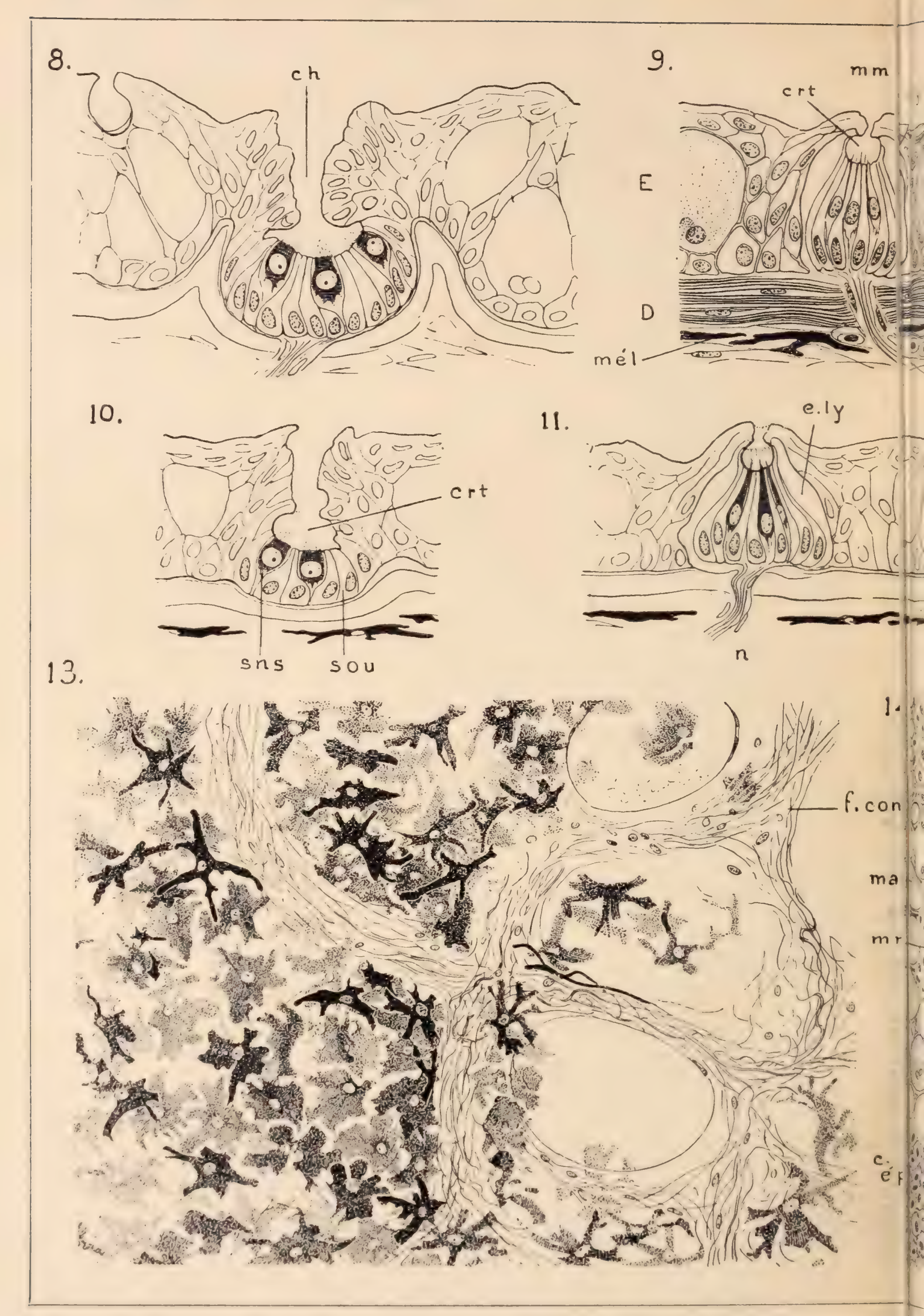
7

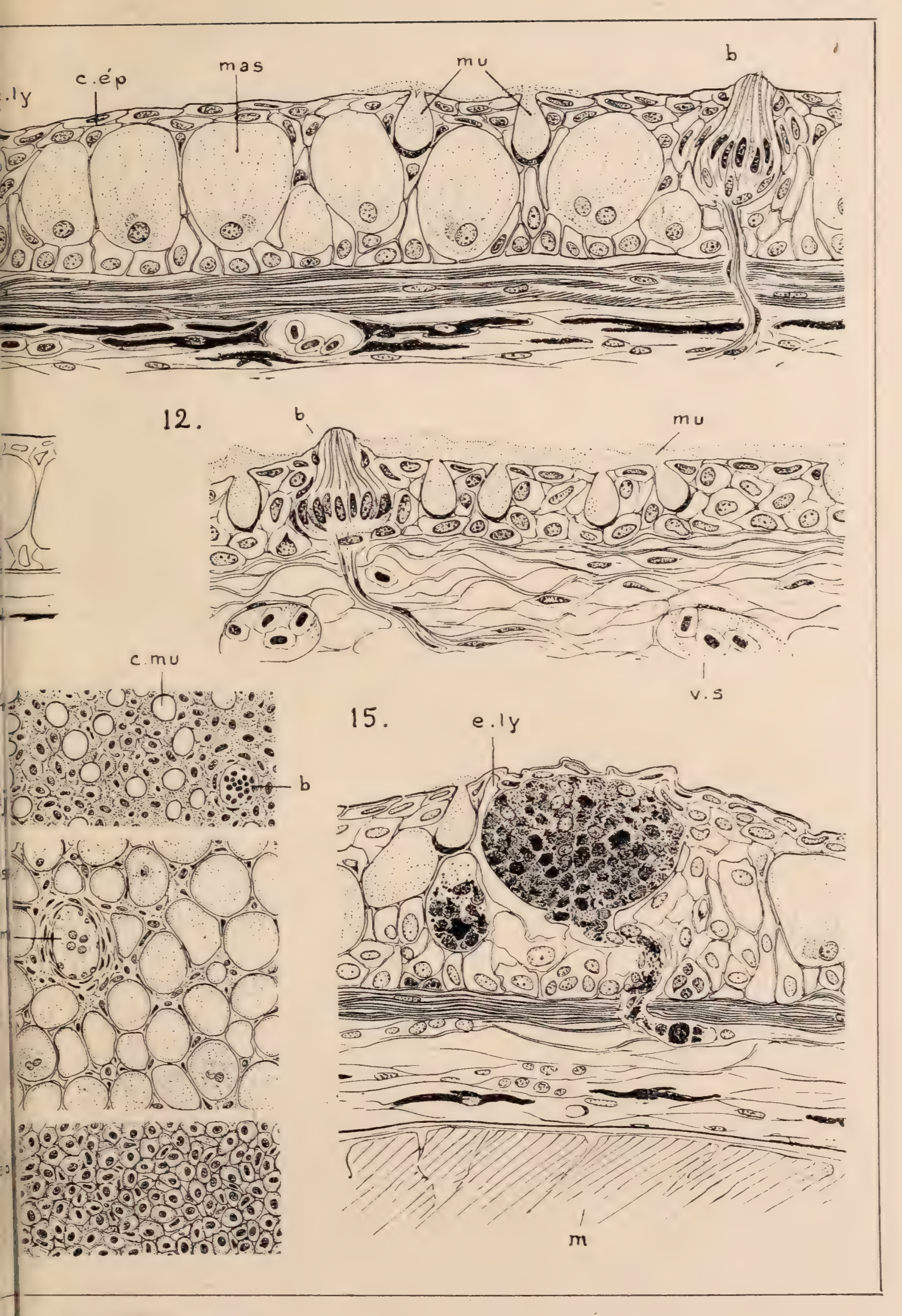


6

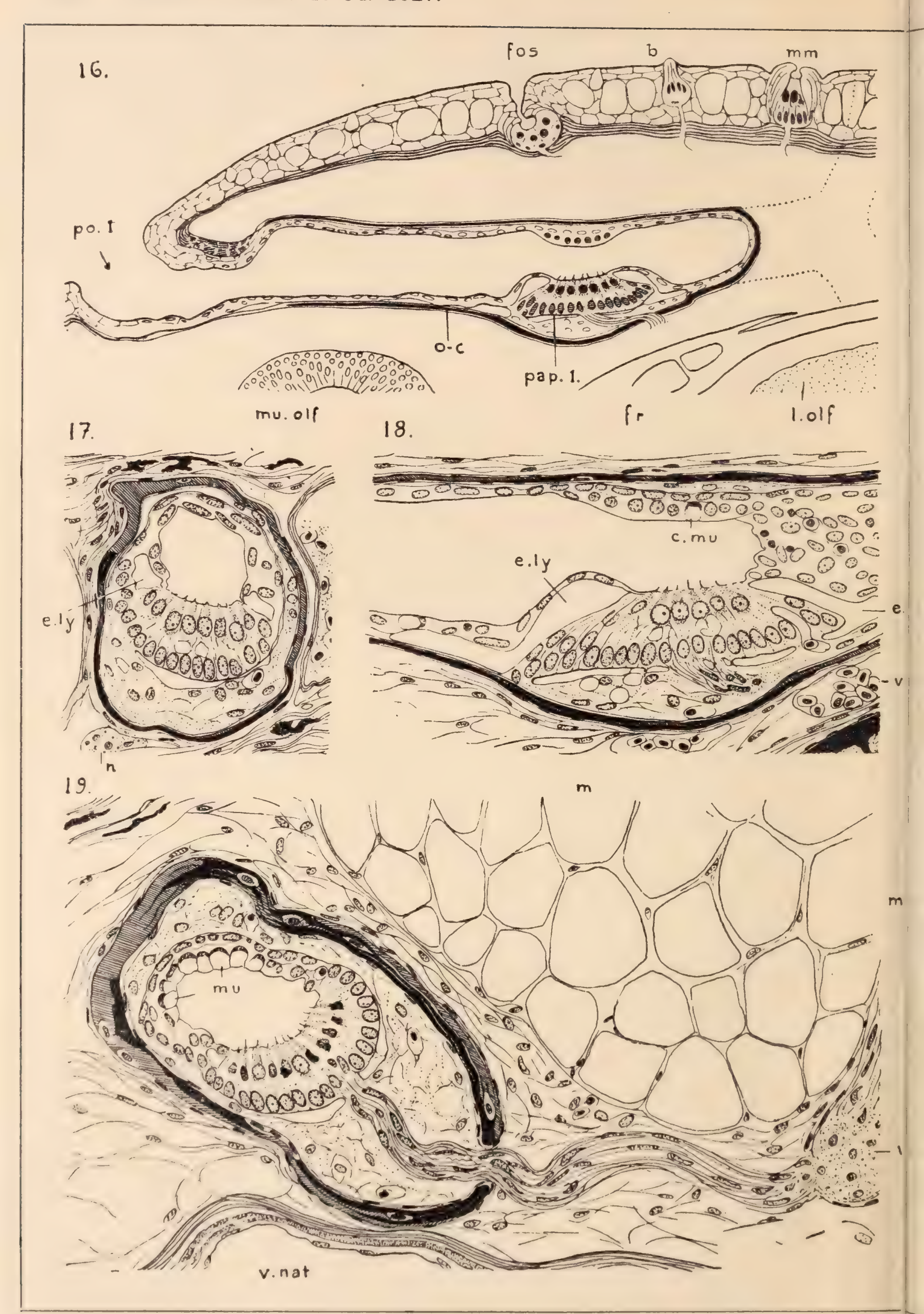


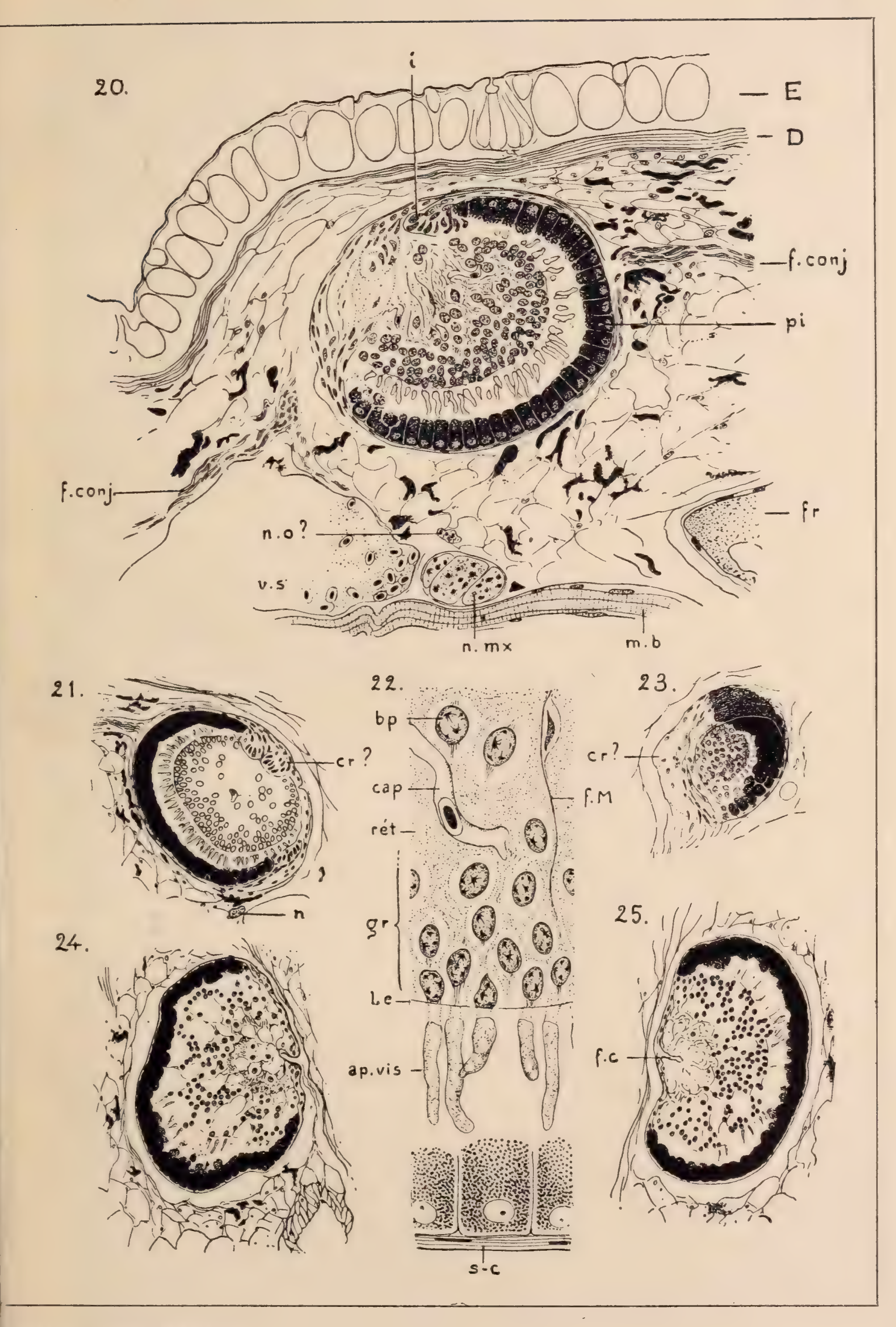
OBIUS CISTERNARUM.


8.
ch
9.
mm
crt
E
D
mél
10.
crt
sns
sou
11.
e.ly
n
13.
f.con
ma
mr
c.
ép

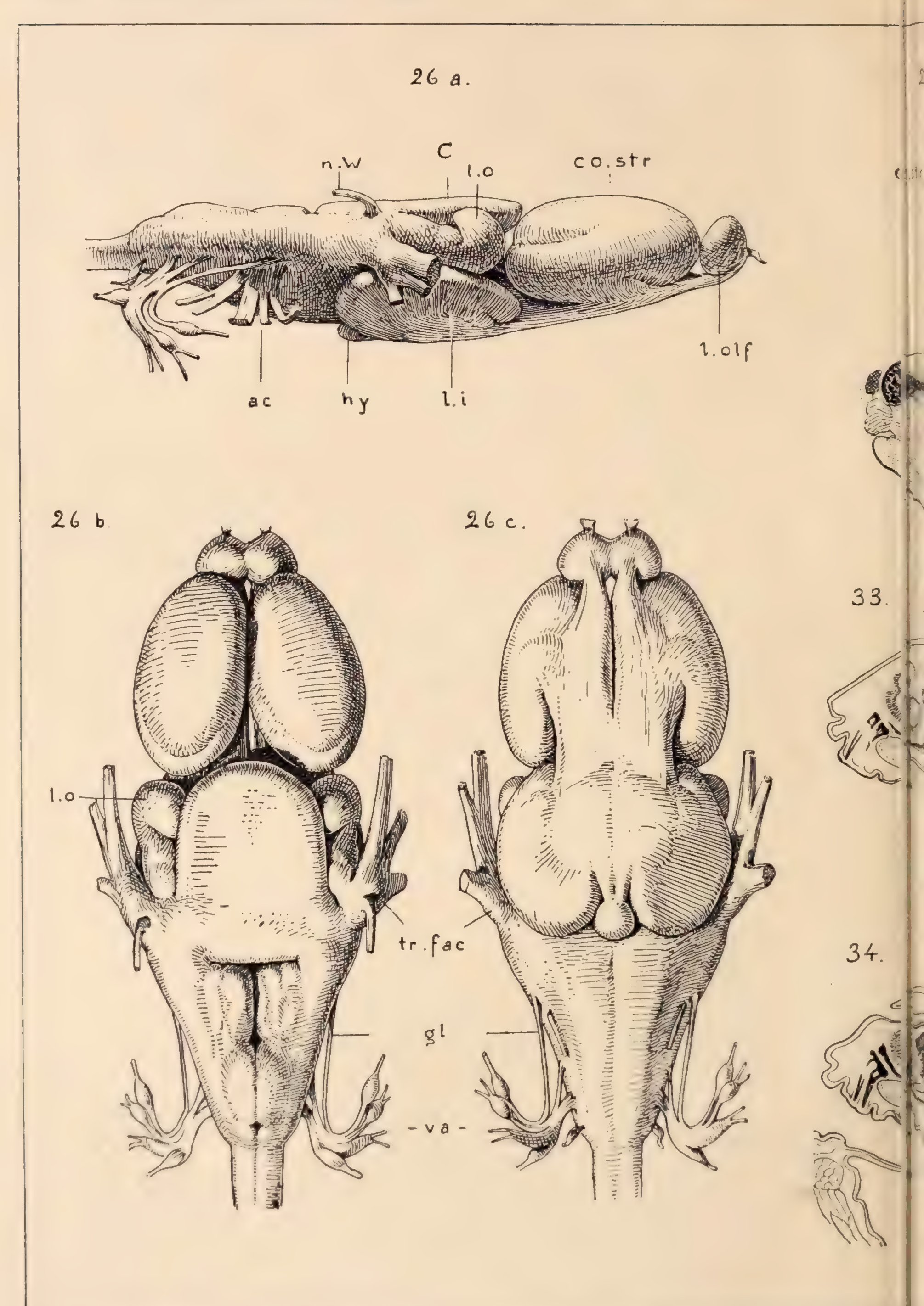


OBIUS CISTERNARUM.

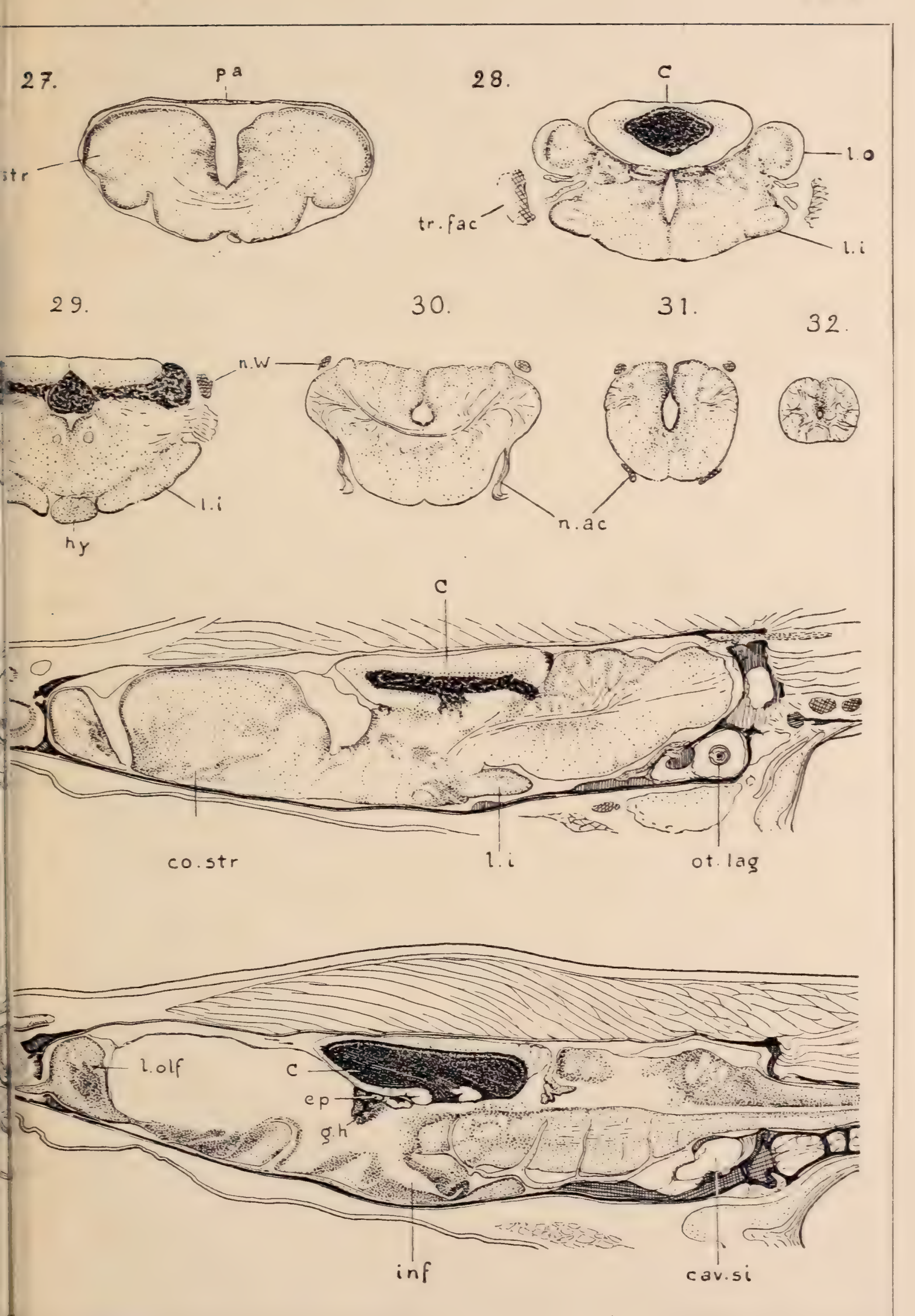

16.
fos
b
mm
po. t
o-c
pap. 1.
mu. olf
fr
l. olf
17.
e.ly
n
18.
c. mu
e.ly
e.
v
19.
m
mu
m
v. nat



OBIUS CISTERNARUM.



M. Reichel. — Phe



OBIUS CISTERNARUM.

Vol. 34, n° 17. — Juillet 1927.

Araignées du Congo

Première partie

par

R. de LESSERT

Avec 39 figures dans le texte.

Les Araignées, qui font l'objet du travail dont je publie aujourd'hui la première partie, ont été recueillies au cours de l'expédition organisée par l'American Museum of Natural History (New-York) dans le N.-E. du Congo belge sous la direction de MM. Herbert Lang et James Chapin de 1909 à 1915[1].

Cette collection est particulièrement intéressante par la région dont elle provient et qui était pour ainsi dire inexplorée au point de vue arachnologique[2]. Je remercie ici la Direction de l'American Museum d'avoir bien voulu m'en confier l'étude.

Famille **Agelenidae.**

Genre Agelena Walckenaer 1805.

1. *Agelena leucopyga* Pav. subsp. *niangarensis* n. subsp.

♀: Diffère d'*A. leucopyga kiboschensis* Lessert 1915[3] par sa taille beaucoup plus petite, ses pattes jaune-testacé très distinctement annelées de brun-noir, la bande ventrale noire plus nette, bordée de testacé, brusquement atténuée et triangulaire en arrière.

[1] On lira avec intérêt l'historique et le récit de cette expédition dans le *Bulletin of the American Museum of Natural History*, Vol. 39, pp. XV-XXVIII, 1919. Ce récit est accompagné d'une carte où la principale région explorée est marquée en traits obliques rouges.

[2] Il faut faire exception pour la localité d'Avakubi qui fut visitée par l'expédition du Duc de Mecklembourg. Cf. Strand, E. 1913.

[3] J'ai donné en 1915[a], p. 511, la liste des *Agelena* d'Afrique; il faut y ajouter *A. pusilla* Pocock. (Cf. Pocock 1903, p. 193.)

Yeux antérieurs en ligne procurvée (une ligne tangente au sommet des latéraux passerait près de la base des médians), subégaux, subéquidistants, séparés par un intervalle égal à leur rayon [1]. Yeux médians des deux lignes subégaux, disposés en trapèze d'$^1/_6$ plus large en arrière qu'en avant et, vu par devant, environ aussi long que large en arrière.

Bandeau un peu plus haut que le diamètre des yeux latéraux antérieurs.

Marge postérieure des chélicères armée de deux dents.

Epigyne du même type que chez *A. leucopyga*[2], mais la fossette est plus petite (longueur, $0^{mm},3$; largeur en avant, $0^{mm},25$) et les rebords piriformes, testacés, situés en arrière des dents latérales, sont plus écartés que chez la sous-espèce *kiboschensis;* ils sont situés comme dans notre fig. 54[3] qui représente l'épigyne d'*A. leucopyga.*

Longueur totale, $7^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $3^{mm},5$ (= patella + tibia II).

Habitat: Niangara (♀, VI).

A. leucopyga niangarensis doit être très voisin d'*A. annulipedella* Strand 1913 du Congo oriental (dont les yeux médians antérieurs sont séparés par un intervalle égal à leur diamètre) ainsi que d'*A. dubiosa* Strand 1908 d'Ethiopie.

Famille **Lycosidae.**

Genre Hippasa Simon 1885.

1. *Hippasa foveifera* Strand 1913.

H. foveifera. Strand 1913, p. 424; de Lessert 1915, p. 54, pl. 2, fig. 34 à 36.

Cette espèce est connue de la région N.-O. du Ruanda, des bords des lacs Kiwu et Albert (Strand), des bords du Lac Victoria (Bukoba) de Njarugenje et du Kilimandjaro (de Lessert).

Habitat: Faradje (♂♀, I); Garamba (♀, VII).

[1] Cet intervalle est plus petit que le rayon des yeux antérieurs chez la sous-espèce *kiboschensis.*

[2] Les *A. dubiosa* Strand 1908, *annulipedella, jumbo, littoricola, zorica* Strand 1913, présentent également un épigyne denté.

[3] Cf. de Lessert 1915, p. 51, pl. 2, fig. 54.

Genre Ocyale Audouin 1825.

1. *Ocyale spissa* (Bösenberg et Lenz) 1894.

(Fig. 1.)

Trochosa spissa. Bösenberg und Lenz 1894, p. 39, pl. 2, fig. 18; *O. spissa.* de Lessert 1925, p. 337, fig. 7*c*; (?) Strand 1907, p. 342.

Deux femelles, l'une de Medje, l'autre de Stanleyville se rattachent par la forme de leur épigyne à *O. spissa* (Bösbg. et Lenz) qui n'est peut-être qu'une forme subadulte ou une sous-espèce d'*O. atalanta* Aud.

Une de ces femelles offre une coloration plus claire que l'autre; le céphalothorax fauve, tacheté de noir, est recouvert de pubescence blanche (jaune autour des yeux). L'abdomen est également couvert de pubescence blanche et fauve, moucheté de tachettes noires[1].

♀: Longueur totale, 14^{mm},5; longueur du céphalothorax, 7^{mm}. Patella + tibia IV = 8^{mm}.

Je représente (fig. 1 A) la patte-mâchoire d'un ♂ capturé à Poko.

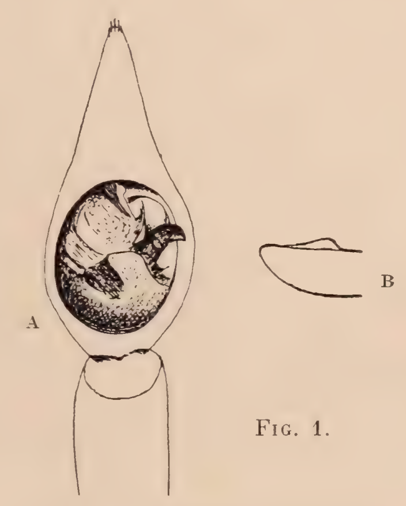


Fig. 1.

Ocyale spissa (Bösbg. et Lenz) ♂.
A = Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. = Lamelle caractéristique vue du côté externe.

Patte-mâchoire jaune-testacé, avec le tarse brun-rouge. Tibia aussi long en dessus que la patella, deux fois plus long que large. Tarse aussi long que tibia + patella, deux fois plus long que large, longuement atténué en avant en rostre triangulaire, deux fois environ plus court que l'article. Bulbe arrondi, muni du côté externe, vers le milieu, d'une lamelle caractéristique, recourbée en bas, obliquement tronquée, vue du côté externe (fig. 1 B), cultriforme. La

[1] Cette variété correspond peut-être à *L. lactea* L. Koch 1875.

lamelle caractéristique présente, à sa base, une apophyse dirigée en dehors, recourbée en forme de bec d'oiseau [1].

♂: Longueur totale, 11^{mm}; longueur du céphalothorax, $6^{mm},2$. Patella + tibia = $7^{mm},5 >$ protarse IV.

Habitat : Medje (♀, VI), Poko (♂, VII), Stanleyville (♀, IX).

Genre Lycosa Latreille 1804.

1. *Lycosa pachana* Pocock 1898.

L. pachana. Pocock 1898, p. 314, fig. 2.

♀: Yeux antérieurs en ligne droite, subéquidistants, les médians presque deux fois plus gros que les latéraux, séparés par un intervalle plus petit que leur rayon. Yeux de la 2me ligne occupant un espace transversal un peu plus étroit que la ligne des yeux antérieurs, séparés par un intervalle un peu plus petit que leur diamètre.

Bandeau aussi haut environ que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Chélicères revêtues en avant de pubescence orangé (sauf à l'extrémité), leur marge postérieure armée de trois dents.

Chez nos exemplaires, les bords latéraux de la région antérieure de la fossette de l'épigyne sont légèrement divergents en arrière (ils sont presque parallèles dans la fig. 2 de Pocock), la région postérieure dilatée du septum est marquée de deux impressions punctiformes, les deux branches latérales du septum sont un peu plus effilées que chez le type.

Longueur totale, $17^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $9^{mm},5$.

Patella + tibia IV = $8^{mm},5$.

Habitat: Garamba (♀, VII).

Le type est décrit de Karagesi.

L. pachana se distingue des *Lycosa* africaines à hanches, sternum, et région ventrale noirs, comme *L. landanae* Simon 1877, *lindneri* Karsch 1879 etc., par la bande dorsale brun-noir de l'abdomen effilée en arrière, atteignant les filières ou par la forme de l'épigyne (*L. darlingi* et *spenceri* Pocock 1898 etc.).

[1] La figure 1 *a*, pl. 2, de Karsch 1878, qui représente la patte-mâchoire de *L. guttata* (synonyme probable de *O. atalanta*), doit être assez défectueuse.

L'épigyne de *L. pachana* offre une certaine ressemblance avec celui de *L. lindneri* tel que le décrit Simon 1885, p. 357 [1] et 1909, p. 391, et qui ne se rapporte peut-être pas au type de Karsch 1879, p. 351, fig. 3, beaucoup plus petit.

L. pachana est également très voisin, par la forme de l'épigyne, de *L. landanae* Simon 1877 [2] et *schweinfurthi* Strand 1906 [3].

2. *Lycosa (Pirata) chamberlini* n. sp.

(Fig. 2).

♀: Céphalothorax noirâtre, orné d'une bande médiane jaune, régulièrement élargie en avant (aussi large en avant que les yeux de la 3me ligne), coupée elle même d'une bande noirâtre sur la région céphalique; une étroite bande submarginale jaune mal définie et une ligne marginale de pubescence blanche. Yeux situés sur des taches noires. Chélicères noirâtres. Pièces buccales testacées. Sternum testacé, orné de trois taches marginales noirâtres de chaque côté. Pattes jaunes, teintées et très vaguement annelées de noirâtre. Abdomen noir, finement ponctué de fauve, avec, en avant, une tache lancéolée brun rougeâtre, peu visible, et deux séries longitudinales de sept tachettes arrondies de pubescence blanche. Flancs noirs, à pubescence noire. Région ventrale noire, avec une large bande médiane testacée. Yeux antérieurs en ligne procurvée (une ligne tangente au bord supérieur des latéraux passerait vers le centre des médians), à peine plus étroite que la 2me, les médians un peu plus gros que les latéraux, séparés l'un de l'autre par un intervalle égal à leur rayon et des latéraux par un inter-

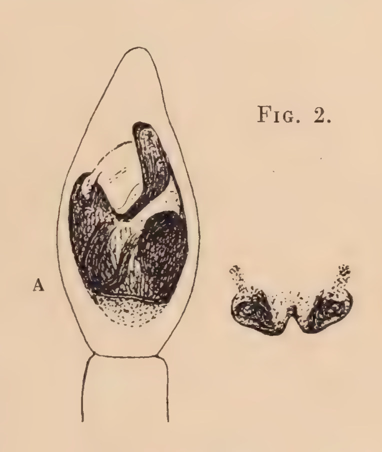


Fig. 2.

Lycosa chamberlini n. sp.

A. = ♂. Patte-mâchoire droite vue par dessous.
B. = ♀. Epigyne (sous liquide).

[1] « Carina vulvae nigra in medio evidentius dilatata et subrhomboïdali. »
[2] Cf. Simon 1877, p. 485.
[3] Cf. Strand 1906, p. 96.

valle un peu plus petit. Yeux de la 2me ligne gros, séparés par un intervalle à peine plus large que leur rayon. Yeux de la 3me ligne un peu plus petits que ceux de la 2me, séparés par un intervalle plus de deux fois plus grand que leur diamètre. Yeux postérieurs disposés en trapèze un peu plus large en avant que long.

Bandeau un peu moins haut que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Marge postérieure des chélicères armée de trois dents.

Tibias des pattes I pourvus de 2-2 longues épines inférieures couchées et de deux épines antérieures; protarses I munis de 3-3 épines en dessous.

Epigyne (sous liquide, fig. 2 B) en plaque brun-rouge deux fois plus large que longue, découpée en arrière par une échancrure médiane en deux lobes tachés de brun-noir (réceptacles séminaux). A sec, chacun des lobes porte un tubercule brun-rouge, lisse et brillant.

Longueur totale, 4^{mm}; longueur du céphalothorax, 2^{mm}.

Patella + tibia IV = 2^{mm},5 > protarse IV.

♂: (en mauvais état, désséché). Patte-mâchoire (fig. 2 A). Tibia un peu plus long que la patella, vu de profil arqué, presque trois fois plus long que haut, renflé en petit tubercule à la base en dessous. Tarse un peu plus long que le tibia, deux fois plus long que large, ovale, terminé en rostre court, triangulaire, obtus, 4 fois plus court que l'article. Bulbe[1] muni en avant de trois apophyses:

1°) une lame longitudinale interne brun-rouge, dirigée obliquement en avant, dépassant un peu l'alvéole du tarse, obtusément tronquée à l'extrémité; 2°) près du bord externe, deux apophyses dont l'externe (conducteur ?) est peu distincte, arquée en dedans, l'interne est subtriangulaire, prolongée par une épine noire, arquée (stylus).

Longueur totale, 4^{mm}; longueur du céphalothorax, 2^{mm},3.

Patella + tibia IV = 3^{mm}. > protarse IV.

H a b i t a t : Garamba (♂, type, VII), Medje (♀, type, VI).

L. (Pirata) pistia (Strand) 1913, voisine de *L. piratica* (Clerck), est de taille beaucoup plus grande que *L. chamberlini*.

[1] Par la forme des apophyses du bulbe, *L. chamberlini* se rapproche surtout des *L. knorri* (Scop.) et *latitans* Bl. d'Europe.

Genre Pardosa C.-L. Koch 1848.

1. *Pardosa injucunda* (O.-P. Cambridge) 1876.

Lycosa injucunda. Cambridge 1876, p. 605, pl. 60, fig. 15; *Pardosa injucunda.* de Lessert 1915, p. 69, pl. 3, fig. 86, 87, 89.

Basse-Egypte, Soudan égyptien, région du lac Victoria et Kilimandjaro.

Habitat : Faradje (♀, I).

2. *Pardosa proximella* (Strand) 1906.

Lycosa proximella. Strand 1907, p. 359, pl. 8, fig. 4 et 5; *Pardosa proximella.* de Lessert 1915, p. 72, pl. 3, fig. 90, 91.

Très probablement une sous-espèce de *P. injucunda*, dont il diffère par son sternum jaune, concolore.

Cité d'Abyssinie et d'Afrique centrale.

Habitat: Faradje (♂ ♀, I), Medje (♀, VI), Poko (♀, VIII).

3. *Pardosa foveolata* Purcell 1903.

P. foveolata. Purcell 1903, p. 135, pl. 8, fig. 23; *Lycosa houssa.* Strand 1913, p. 466; *P. foveolata* et *houssa.* de Lessert 1915, pp. 73, 74, pl. 3, fig. 62, 84, 85.

J'ai reçu d'Umtamvana (Natal) une *Pardosa* ♀ que je rapporte à *P. foveolata* et qui ne se distingue de *P. houssa* que par sa coloration foncée et son sternum noir. J'en conclus que *P. houssa* doit être considérée comme une variété de *P. foveolata* à sternum testacé, et que la coloration du sternum, comme je l'ai fait remarquer ailleurs[1], n'est pas un caractère suffisant pour distinguer les espèces de *Pardosa*.

P. foveolata est répandue de l'Afrique centrale au Cap.

Habitat: Faradje (♀, I), Medje (♂, VI), Stanleyville (♂ ♀, IX).

[1] Cf. de Lessert 1926, p. 348, note 4.

Famille **Oxyopidae.**

Genre Peucetia Thorell 1870.

1. *Peucetia fasciiventris* Simon 1890.

P. fasciiventris. Simon 1890, p. 113; de Lessert 1915[a], p. 440, fig. 1, 3, 4, 5.

Ethiopie, Kilimandjaro, Arabie.

Strand cite de l'Afrique orientale une var. *longistriga* dont ni la région ventrale, ni la région dorsale de l'abdomen ne sont tachés de rouge, ce qui doit être le cas de tous les exemplaires ayant séjourné quelque temps dans l'alcool.

Chez notre ♂, les raies noires dépassent le milieu de la longueur, mais n'atteignent pas le $^1/_3$ apical des chélicères.

Habitat: Niangara (♂, VI).

2. *Peucetia langi* n. sp.

(Fig. 3.)

♀: Corps et pattes jaune-verdâtre. Région oculaire brun-rouge, couverte de pubescence blanc-jaune. Angles du bandeau rayés de noirâtre, ces raies prolongées en bas et formant une tache noire sur l'angle basal externe des chélicères. Deux tachettes noirâtres près de la base de la région céphalique. Pattes et pattes-mâchoires tachetées de noir à la base des épines; un anneau noir à l'extrémité des patellas et des tibias des pattes; fémurs I teintés de carmin en dessous. Abdomen orné d'une zone longitudinale verte bordée de chaque côté d'une bande rose carmin. Région ventrale présentant une bande médiane plus claire, gris-blanc.

Yeux antérieurs, vus par devant, disposés en trapèze deux fois environ plus large en haut qu'en bas, les yeux inférieurs deux fois plus petits que les supérieurs. Yeux postérieurs, vus par dessus, subégaux, subéquidistants, formant, avec les latéraux antérieurs, un trapèze plus large en avant que long.

Bandeau légèrement proclive, plus long que l'aire oculaire.

Epigyne (sous liquide, fig. 3) en plaque subtrapézoïdale plus large (presque deux fois) que longue, à bord antérieur recurvé. Cette plaque est marquée de deux taches antérieures ovales,

obliques, noires, très rapprochées par leurs bords internes, et creusée d'une fossette en forme de trèfle. La région antérieure de la fossette est subtriangulaire, tronquée et ouverte en avant, divisée en trois parties par les extrémités internes des deux taches susmentionnées et limitée en arrière par deux petits lobes testacés en forme de U. Les deux ailes postérieures de la fossette sont très noires, divergentes, arrondies à l'extrémité; desséchées, elles paraissent assez profondes, piriformes, avec le rebord antérieur bien accusé.



FIG. 3.
Peucetia langi n. sp. ♀.
Epigyne (sous liquide).

Longueur totale, 18mm; longueur du céphalothorax, 6mm,2.

Habitat : Garamba (♀, type, VII).

P. langi se distingue aisément des *P. arabica* Simon 1882, *fasciiventris* Simon 1890, *foliifera* (Butler) 1879, *kunenensis* Lawrence 1927, ? *pulchra* (Bl.) 1865 [1], *rubrosignata* Strand 1906, *striata* Karsch 1878. par son épigyne dépourvu de « cornes » ; la forme de cet organe le rapproche par contre des *P. casseli* Simon 1899, *longipes* Pocock 1899 et *lucasi* (Vinson) 1863.

Genre OXYOPES Latreille 1804.

1. *Oxyopes flavipalpis* (Lucas) 1858 (?).

(Fig. 4 et 5.)

(?) *Sphasus flavipalpis* (? juv.). LUCAS 1858, p. 388, pl. 13, fig. 3; *O. flavipalpis*. SIMON 1909, p. 403; de LESSERT 1915a, p. 502.

Je rapporte à *O. flavipalpis* un certain nombre de ♀ qui correspondent assez exactement à la figure 3 de LUCAS 1858 [2]. La livrée est variable, notamment la forme de la bande longitudinale claire de l'abdomen, qui ressort très nettement sur le fond brun-noir. La bande médiane du céphalothorax et de l'abdomen est couverte de pubescence formée de poils blancs, jaunâtres et roux subsquamiformes. Sternum jaune, taché de brun sur les bords. Pattes-mâchoires jaunes, maculées de noir. Pattes brun-noir, les fémurs présentant deux anneaux étroits, jaunes à la base (surtout

[1] Cf. DE LESSERT 1915a, p. 443.
[2] D'après SIMON, l'individu figuré par LUCAS est un jeune.

visibles par dessous), les patellas souvent jaunes, les tibias ornés d'un anneau médian jaune, les protarses jaunes, étroitement annelés de brun-noir, les tarses jaunes. Région ventrale divisée par une large bande noirâtre.

Yeux antérieurs, vus par devant, disposés en trapèze deux fois plus large en haut qu'en bas, les supérieurs (latéraux) deux fois plus gros que les inférieurs (médians), plus de deux fois plus écartés l'un de l'autre que des inférieurs, séparés par un intervalle environ d'$^1/_5$ plus grand que leur diamètre. Yeux postérieurs en ligne procurvée, subégaux, les médians un peu plus rapprochés l'un de l'autre (environ d'$^1/_4$) que des latéraux, séparés par un intervalle double de leur diamètre. Yeux médians postérieurs, vus par dessus, formant, avec les latéraux antérieurs, un carré à peine élargi en avant.



Fig. 4.

O. flavipalpis (Lucas) ♀.

Epigyne (sous liquide).

Bandeau presque vertical, à peine plus long que le groupe des yeux médians.

Epigyne (fig. 4) en plaque fauve clair, subpentagonale, à peine plus large que longue, marquée, dans la moitié antérieure, de deux réceptacles séminaux noirs, parallèles, accolés, et creusée, dans la moitié postérieure, d'une fossette elliptique généralement jaune, avec le rebord brun, d'$^1/_3$ plus large que longue. Le milieu du bord antérieur de la fossette montre les vestiges d'un septum médian subtriangulaire.

Longueur totale, 5^{mm} à 7^{mm}; longueur du céphalothorax, $2^{mm},5$ à $2^{mm},7$.

♂: (deux exemplaires seulement en mauvais état et à pubescence frottée). Coloration presque entièrement brun-noir, sauf les tibias et protarses des pattes qui sont annelés de jaune, les tarses qui sont jaunes, la patella de la patte-mâchoire qui est éclaircie et la région centrale du sternum qui est jaune.

Patte-mâchoire (fig. 5 A et B) de forme très semblable à celle d'*O. affinis* [1] mais avec l'apophyse tibiale externe triangulaire, aiguë (non bifide) et pourvue d'une petite dent noire à la base.

[1] Cf. de Lessert 1915^a, p. 445, fig. 6 à 9.

Vue par dessus, cette apophyse est obliquement tronquée, avec l'angle interne obtus, l'externe aigu.

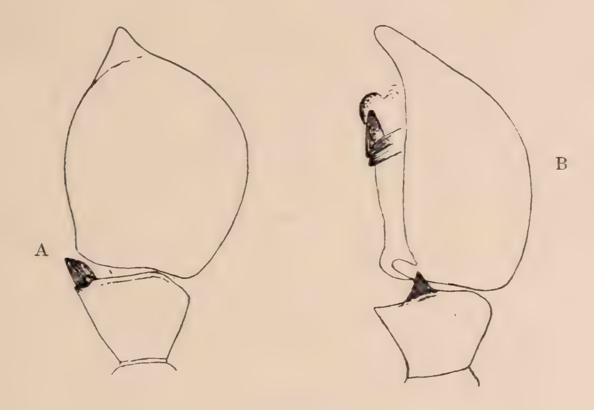


FIG. 5.

Oxyopes flavipalpis (Lucas) ♂.

A. = Patte-mâchoire gauche vue par dessus.
B. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.

Longueur totale, 4mm; longueur du céphalothorax, 2mm.

Habitat : Avakubi (♂♀, VIII), Faradje (♀, I), Medje (♀, V), Poko (♀, VIII), Stanleyville (♀, IX).

Espèce très répandue sur la côte occidentale d'Afrique (SIMON). Il ne faut lui rapporter qu'avec réserves l'*O. flavipalpis* ♂ cité par PAVESI 1895 et l'*Oxyopes dorsualis* Thorell 1899.

O. flavipalpis est très voisin d'*O. aculeatus* Bösenberg et Lenz 1894 et de *O. affinis* Lessert 1915 qui en est peut-être une sous-espèce.

2. *Oxyopes pallidecoloratus* Strand 1906.

O. pallidecoloratus. STRAND 1908a, p. 90; de LESSERT 1915a, p. 456, fig. 21 à 26.

Ethiopie, Kilimandjaro, Nossibè.

Habitat : Faradje (1 ♀, I).

3. *Oxyopes singularis* n. sp.

(Fig. 6 et 7.)

♀: Céphalothorax brun-noir, coupé d'une bande longitudinale claire [1], large en avant, atténuée en arrière, renfermant elle-même une bande brune; deux traits longitudinaux blancs convergeant en arrière des yeux latéraux postérieurs. Une tache marginale postérieure claire, parfois absente. Bandeau brun, orné de trois traits de pubescence très blanche: un vertical, naissant entre les yeux médians postérieurs, et deux latéraux obliques, naissant entre les yeux latéraux antérieurs et postérieurs, atteignant les angles du bandeau. Chélicères et pièces buccales brun foncé. Sternum testacé, varié de brun. Pattes-mâchoires brunâtres, avec les patellas et les tibias jaunes. Pattes I et II généralement brunes, avec les patellas et les tibias éclaircis. Pattes III et IV jaunes, avec les hanches, l'extrémité des fémurs, des tibias, les protarses et tarses bruns. Chez quelques individus, tous les protarses et tarses sont jaunes, annelés de brun. Abdomen brun-noir, varié de testacé, présentant en dessus une zone médiane longitudinale blanche, coupée elle-même d'une bande brune. Région ventrale fauve-testacé, divisée par une bande longitudinale noire.

Yeux antérieurs, vus par devant, disposés en trapèze deux fois plus large en haut qu'en bas, les supérieurs (latéraux) deux fois plus gros que les inférieurs (médians), deux fois plus écartés l'un de l'autre que des inférieurs, séparés par un intervalle égal environ à leur diamètre. Yeux postérieurs en ligne procurvée, subégaux et subéquidistants, séparés par un intervalle presque double de leur diamètre. Yeux médians postérieurs, vus par dessus, formant avec les latéraux antérieurs, un carré à peine élargi en avant, les antérieurs d'$^1/_5$ plus gros que les postérieurs.

Bandeau plan et vertical, aussi long que le groupe des yeux antérieurs.

Céphalothorax d'$^1/_5$ plus long (2^{mm},7) que large (2^{mm},1), atténué en avant, à front étroit.

[1] La pubescence du corps et des pattes est blanche sur les parties claires et rousse sur les parties obscures; elle est formée de poils subsquamiformes.

Epigyne (fig. 6 A et B) muni d'un crochet brun-noir, lisse et brillant, naissant près du pli épigastrique d'une plaque subovale et bifovéolée, recourbé en avant, brusquement dilaté en T avec la branche horizontale environ de même longueur que la branche longitudinale, légèrement arquée et atténuée à chaque extrémité. Vu de profil (fig. 6 A), le crochet de l'épigyne est recourbé en haut et présente une petite dent au milieu de son bord antérieur.

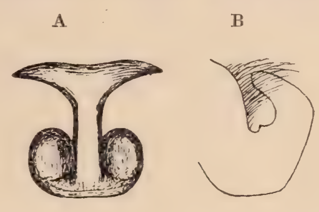


Fig. 6.

Oxyopes singularis n. sp. ♀.

A. = Epigyne sous liquide vu de profil.

B. = Epigyne sous liquide vu par dessous.

Longueur totale, $6^{mm},2$; longueur du céphalothorax, $2^{mm},7$.

♂: Coloration (?) [1] et yeux comme chez la ♀.

Patte-mâchoire (fig. 7 A et B). Tibia plus long que la patella, présentant du côté externe, dans la moitié inférieure, une dépression

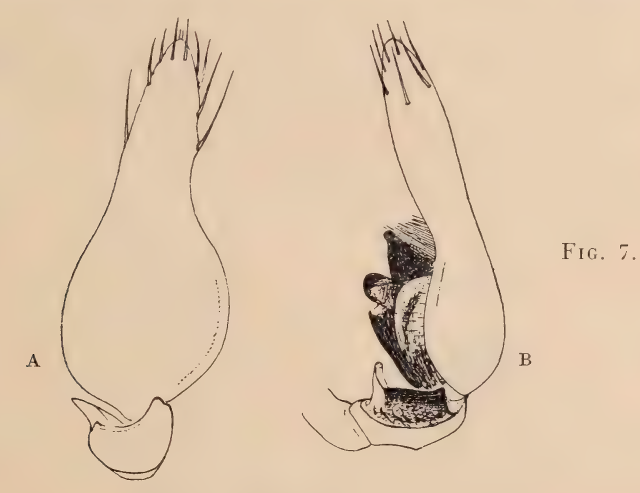


Fig. 7.

Oxyopes singularis n. sp. ♂.

A. = Patte-mâchoire gauche vue par dessus.

B. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.

longitudinale limitée en dessus par un rebord arqué, en dessous par une carène noire. Cette carène se termine à son extrémité anté-

[1] Le seul ♂ que nous avons pu étudier était décoloré, n'avait plus de pubescence et ne présentait plus qu'une patte-mâchoire.

rieure en angle subaigu et se prolonge en arrière en processus digitiforme obtus, testacé, dirigé en bas. Vue par dessus (fig. 7 A), la carène paraît dirigée en dehors et subaiguë. L'angle antérieur interne du tibia est prolongé en avant, atténué et arqué. Tarse très long, deux fois plus long que patella + tibia, ovale à la base, terminé en rostre subcylindrique aussi long que le bulbe, armé de nombreuses et longues épines à l'extrémité. Le bulbe comprend une lame longitudinale externe et deux processus noirs bien visibles de profil, dont le postérieur est arrondi à l'extrémité, l'antérieur est bilobé.

Longueur totale, 5^{mm},2; longueur du céphalothorax, 2^{mm},5.

Habitat : Medje (♀, VI), Stanleyville (♂♀, dont les types, IX).

4. *Oxyopes chapini* n. sp.

(Fig. 8.)

♀: Céphalothorax jaune, presque entièrement recouvert d'une tache noire, découpée sur les bords dans la moitié postérieure; deux petits traits jaunes divergents en arrière des yeux médians

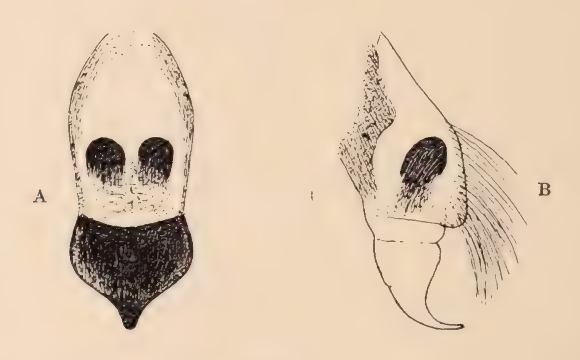


Fig. 8.

Oxyopes chapini n. sp. ♀.

A. = Epigyne sous liquide (poils supprimés).
B. = Epigyne sous liquide vu de profil.

postérieurs; une ligne blanche prend naissance entre les yeux médians postérieurs et se dirige verticalement vers le bandeau qu'elle n'atteint pas; deux traits obliques clairs, naissant entre les

yeux latéraux antérieurs et postérieurs sont dirigés vers les angles du bandeau. Chélicères et pièces buccales noires, sauf à l'extrémité. Sternum jaune, orné de taches marginales noires. Pattes-mâchoires jaunes, variées de noir. Pattes jaunes; hanches tachées de noir à l'extrémité; fémurs subannelés de noir; patellas, tibias et protarses tachetés et rayés de noir; tarses jaunes. Abdomen noirâtre, ponctué de testacé, avec, en dessus, une tache lancéolée, en dessous, une bande médiane mal définies. Filières brun-rouge. Pubescence du corps (très effacée) formée de poils subsquamiformes fauve-rouge, blancs sur les traits blancs du bandeau; squamules du sternum ovales, blanches.

Yeux comme chez *O. singularis*, mais avec les médians postérieurs séparés par un intervalle d'$^1/_5$ plus grand que leur diamètre.

Céphalothorax ovale, plus long (2^{mm},2) que large (1^{mm},7), atténué en avant, à front étroit.

Epigyne très caractéristique (fig. 8 A et B) en plaque testacée plus longue que large, bombée, couverte de longs poils gris-blanc dirigés en arrière, ornée de deux réceptacles séminaux arrondis, brun-noir, prolongée en arrière, au delà du pli épigastrique, en saillie cordiforme à peine plus large que longue, brun-rouge. Cette saillie est, vue de profil (fig. 8 B), piriforme, terminée en pointe effilée, recourbée en bas.

Longueur totale, 5^{mm}; longueur du céphalothorax, 2^{mm},2.

Habitat : Bengamisa (1 ♀, type, IX).

5. *Oxyopes schenkeli* n. sp.

(Fig. 9, 10 et 11.)

♀: Céphalothorax jaune, orné de dessins brun-rouge: une bande longitudinale médiane à bords plus ou moins parallèles et deux bandes latérales plus étroites, incurvées, atteignant en avant les yeux latéraux postérieurs et émettant trois branches latérales externes. La branche antérieure atteint l'angle inféro-externe du bandeau et rejoint, par le bord inférieur du bandeau, les deux bandes brunes très rapprochées (parfois confluentes chez le ♂) qui partagent le bandeau sous les yeux latéraux antérieurs et se prolongent sur les chélicères jusque près de leur extrémité. Aire oculaire, brun-noir. Pièces buccales, sternum testacés. Pattes-mâchoires et

pattes jaunes, variées de brun, avec les tarses jaunes. Abdomen brun-noirâtre, orné en avant d'une tache lancéolée médiane peu distincte, suivie de quelques chevrons testacés indistincts. Région ventrale testacée. Filières brun-noir.

La pubescence du corps et des pattes est formée de poils subsquamiformes blancs et roux.

Céphalothorax d'$^1/_3$ plus long ($3^{mm},7$) que large ($2^{mm},7$), peu atténué en avant (davantage chez le ♂).

Yeux antérieurs, vus par devant, disposés en trapèze deux fois plus large en haut qu'en bas, les supérieurs (latéraux) deux fois plus gros que les inférieurs (médians), trois fois plus écartés l'un de l'autre que des inférieurs, séparés par un intervalle d'$^1/_3$ plus grand que leur diamètre. Yeux postérieurs en ligne procurvée, subégaux, les médians un peu plus écartés l'un de l'autre (d'environ $^1/_4$) que des latéraux, séparés par un intervalle double de leur diamètre. Yeux médians postérieurs, vus par dessus, formant, avec les latéraux antérieurs, un carré à peine élargi en avant, les antérieurs d'$^1/_5$ plus gros que les postérieurs.

Bandeau plan, légèrement proclive, presque aussi long que le groupe oculaire.



Fig. 9.
Oxyopes schenkeli n. sp. ♀.
Epigyne (sous liquide).

Abdomen étroit, régulièrement atténué en arrière.

Epigyne (sous liquide, fig. 9) présentant une fossette assez profonde, arrondie, entourée (sauf au milieu du bord antérieur) d'un rebord brun-rouge en fer à cheval un peu plus large que long. La fossette est prolongée en avant par deux taches noirâtres divergentes (réceptacles séminaux).

Longueur totale: $7^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $3^{mm},7$.

♂: Coloration comme chez la ♀, avec les dessins du céphalothorax plus nets (fig. 10), l'extrémité des fémurs des pattes, les patellas, tibias et protarses des pattes fortement rembrunis.

Pattes-mâchoires (fig. 11 A, B, C) fauves, teintées de brun, avec le tarse obscurci, du même type que chez *O. tuberculatus* Lessert 1915[1].

[1] Cf. de Lessert 1915a, p. 482, fig. 47 à 49.
O. schenkeli diffère du reste nettement d'*O. tuberculatus* par l'écartement des yeux, l'absence de fascicules frontaux, la livrée, etc.

Patella, vue de profil, un peu plus longue en dessus que le tibia; ce dernier prolongé en dessous, vers l'extrémité, en processus conique, dirigé en bas. Bord antérieur du tibia muni, à l'angle externe, d'une apophyse dirigée en dehors, dilatée vers l'extrémité et obliquement tronquée avec l'angle antérieur aigu, le postérieur obtus. Tarse plus long que patella + tibia, très large, arrondi, brusquement atténué en avant en rostre très court (quatre fois plus court que le tarse). Tarse un peu renflé à la base du côté externe et prolongé en dessous en saillie noire, dirigée obliquement en bas, obtuse. L'extrémité antérieure du bulbe présente deux apophyses, dirigées obliquement en bas et dont les extrémités se touchent: l'externe noire, atténuée vers l'extrémité, l'interne testacée et translucide, obliquement tronquée à l'extrémité en forme de tête d'oiseau (fig. 11 B).



Fig. 10.
Oxyopes schenkeli n. sp. ♂. Céphalothorax.

Longueur totale, $5^{mm},7$ à 6^{mm}; longueur du céphalothorax, $2^{mm},7$ à 3^{mm}.

H a b i t a t : Avakubi (♂♀, VIII), Poko (♂♀, types, VIII).

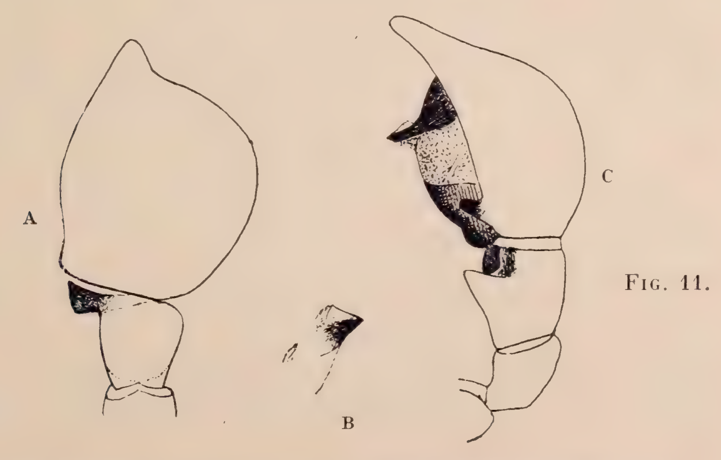


Fig. 11.

Oxyopes schenkeli n. sp. ♂. — A. = Patte-mâchoire gauche vue par dessus. — B. = Apophyse interne du bulbe vue du côté interne. — C. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.

6. *Oxyopes cornifrons* subsp. *avakubensis* n. subsp.

(Fig. 12.)

♀: Diffère de *O. cornifrons*[1] par le groupe formé par les yeux médians postérieurs et les latéraux antérieurs un peu plus étroit en avant qu'en arrière, les yeux médians postérieurs un peu plus écartés l'un de l'autre (d'$^1/_6$ environ) que des latéraux (non équidistants).

Diffère d'autre part de *O. tuberculatus*[2] par l'abdomen non prolongé en tubercule en arrière, mais tronqué droit (comme chez *cornifrons*), les yeux relativement moins écartés, séparés par un intervalle un peu plus de deux fois plus large que leur diamètre.

Epigyne comme chez *O. tuberculatus*, creusé d'une fossette semicirculaire assez profonde.

Un exemplaire ♀ de grande taille (long. tot. 10^{mm}) et en assez bon état de conservation présente la livrée suivante: le céphalothorax est couvert de pubescence rousse (y compris le bandeau) et orné d'une large bande médiane fauve clair; les fascicules frontaux sont fauves et le céphalothorax est orné de pubescence d'un blanc sale en arrière et sur les côtés (plus indistinctement en avant). L'abdomen est marqué en dessus d'une tache longitudinale ovale, couverte de pubescence blanche, accompagnée de chaque côté en arrière d'une tache subovale brun-châtain foncé.

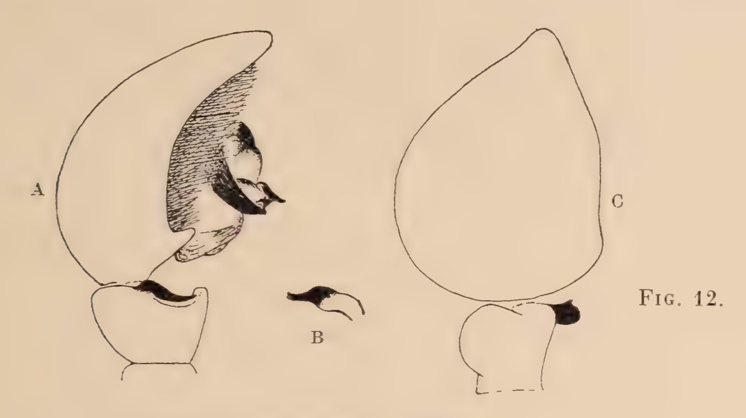
Les deux autres ♀ ont le céphalothorax couvert de pubescence rousse, mouchetée de blanc, avec une large tache blanche de chaque côté de l'aire oculaire. La pubescence de l'abdomen est rousse, mouchetée de blanc, sans taches latérales foncées.

Longueur totale, 8^{mm} à 10^{mm}; longueur du céphalothorax, 4^{mm},5; largeur du céphalothorax, 3^{mm},5.

♂: La pubescence est frottée. La patte-mâchoire (fig. 12) diffère de celle d'*O. tuberculatus* Lessert 1915 par la forme de l'apophyse tibiale et du processus médian interne du bulbe. Ce dernier est testacé à la base, noir à l'extrémité, rétréci et arqué en forme de trompe (fig. 12 B). L'apophyse externe du tibia, noire, est, vue par

[1] Cf. Thorell 1899, p. 89; Simon, 1909, p. 406.
[2] Cf. de Lessert 1915^a, p. 479, fig. 45 à 49.

dessus, dirigée en dehors, arrondie à l'extrémité et munie d'une dent aiguë sur son bord antérieur. Le processus inférieur du tibia est tronqué à l'extrémité.



O. cornifrons avakubensis n. subsp. ♂.
A. = Patte-mâchoire droite vue du côté externe.
B. = Apophyse médiane interne du bulbe vue du côté interne.
C. = Patte-mâchoire droite vue par dessus.

Longueur totale, 7^{mm}; longueur du céphalothorax, 4^{mm}.

Habitat: Avakubi (♂ ♀, VII).

O. tuberculatus et *O. tuberculatus mombensis* Lessert 1915 devront sans doute être également considérés comme des sous-espèces d'*O. cornifrons*, qui est facilement reconnaissable aux sept fascicules pileux dressés en forme de cornes qui ornent sa région frontale.

O. cornifrons est décrit de la Guinée portugaise et du Cameroun, *O. tuberculatus* et la sous-espèce *mombensis* de la région du Kilimandjaro.

Genre Oxyopedon O.-P. Cambridge 1894.

1. *Oxyopedon fronticornis* n. sp.

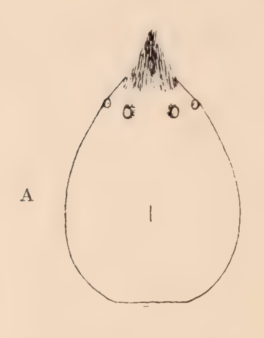
(Fig. 13.)

♂: Corps et pattes jaune-testacé, recouverts de pubescence rousse[1], à l'exception d'une bande mal définie sur le céphalothorax

[1] Cette pubescence, formée de poils subsquamiformes, est entièrement effacée chez un exemplaire et en partie chez l'autre.

(? et l'abdomen), le bandeau, la face antérieure des chélicères et la région ventrale qui sont revêtus de poils subsquamiformes blancs.

Céphalothorax (fig. 13 A) élevé, plus long ($2^{mm},1$) que large ($1^{mm},7$), presque plan en dessus, légèrement incliné en haut vers le bord antérieur, brusquement abaissé et plan en arrière, muni à l'extrémité d'un fascicule triangulaire très caractéristique de poils fauves serrés, dirigés en avant et arqués en bas[1].



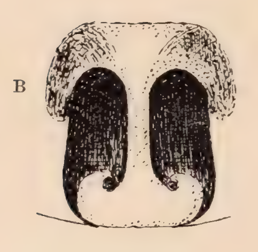


Fig. 13.
Oxyopedon fronticornis n. sp. ♀.
A. = Céphalothorax.
B. = Epigyne (sous liquide).

Yeux antérieurs, vus par devant, disposés en trapèze deux fois plus large en haut qu'en bas, les supérieurs (latéraux) deux fois plus gros que les inférieurs (médians), trois fois plus écartés l'un de l'autre que des inférieurs, séparés par un intervalle d'$^1/_3$ plus grand que leur diamètre. Yeux postérieurs subégaux, en ligne procurvée, les médians deux fois plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle trois fois environ plus grand que leur diamètre. Yeux médians postérieurs, vus par dessus, formant, avec les latéraux antérieurs, un rectangle à peine plus large en arrière que long, un peu rétréci en avant, les antérieurs d'$^1/_4$ plus gros que les postérieurs.

Bandeau plan, presque vertical, presque deux fois plus long que le groupe des yeux antérieurs.

Abdomen normal, ovale allongé.

Epigyne (fig. 13 B) creusé d'une fossette brun foncé aussi longue que large en arrière, légèrement atténuée en avant, à angles arrondis, entièrement divisée par un septum testacé, partant du milieu du bord antérieur, dirigé en arrière et brusquement dilaté en ⊥ vers le bord postérieur, presque aussi large que la fossette en arrière.

[1] Ce fascicule donne à *O. fronticornis* l'apparence de certains petits *Argiopidae* du groupe des *Erigoneae*.

Longueur totale, 5mm; longueur du céphalothorax, 2mm,1.

Habitat: Medje (2 ♀, dont le type, VI).

O. fronticornis diffère de *O. rufocaligatum* (Simon) 1898 par son abdomen dépourvu de saillie, d'*O. kulczynskii* Lessert 1915 par sa coloration, l'écartement des yeux. Il est surtout voisin d'*O. strandi* [1], dont il présente le même type d'épigyne, mais s'en distingue par la forme de l'abdomen et la présence d'une « corne » frontale.

Famille **Salticidae.**

A. **Salticidae pluridentati.**

Genre PORTIA Karsch 1878.

1. *Portia solitaria* n. sp.

(Fig. 14.)

♀: Céphalothorax jaune, taché de brun en arrière, sur les côtés, et sous les yeux postérieurs. Cils fauve-orangé. Barbes formées de poils espacés fauve clair. Chélicères, pièces buccales, sternum jaunes, maculés de brun-noir. Pattes-mâchoires blanc-testacé, les fémurs tachés de brun, garnies de poils blancs, serrés, longs et divergents. Pattes jaune-testacé, tachées et annelées de brun-noir, ornées, les fémurs d'un anneau subapical et d'un anneau apical, les tibias d'un anneau basal et apical, les protarses d'un anneau médian et apical. Fémurs, patellas et tibias I rembrunis. Abdomen testacé, taché de brun, la moitié postérieure ornée de chaque côté de deux traits marginaux blancs obliques, d'une ligne médiane recurvée, limitée en arrière par une tache brun-noir, divisée par deux fins chevrons. Région ventrale testacée, tachée de brun, coupée d'une large bande médiane noire. Filières testacées, cerclées de brun-noir.

La pubescence du corps et des pattes est formée de poils simples et plumeux blancs et fauves.

Céphalothorax, yeux et bandeau comme chez *P. kenti* Lessert 1925 [2].

[1] Cf. DE LESSERT 1923, p. 209, fig. 58.
[2] Cf. DE LESSERT 1925, p. 339, fig. 8.

Chélicères verticales, parallèles. Marge antérieure pourvue de trois dents, dont la postérieure (interne) la plus petite; marge postérieure munie de quatre petites dents.



Fig. 14.
Portia solitaria n. sp. ♀.
Epigyne.

Pattes I plus longues et un peu plus robustes que les suivantes, présentant une frange de poils noirâtres serrés à l'extrémité inférieure des fémurs et sous les tibias. Extrémité des tibias IV garnie de poils semblables en dessous. Tibias I et II pourvus de 2-2 épines en dessous et de deux épines de chaque côté. Protarses antérieurs munis de 2-1 épines inférieures et de deux épines de chaque côté.

Patella+tibia I (= 4^{mm}) > II = IV > III.

Epigyne (fig. 14) en plaque indistincte, subtriangulaire, fauve, teintée de noirâtre, avec les angles arrondis, creusée en avant d'une dépression longitudinale mal définie.

Longueur totale, 6^{mm}; longueur du céphalothorax, 3^{mm}.

Habitat: Medje (1 ♀, type, VI).

P. solitaria diffère de *P. russata* Simon 1900 et *schultzi* Karsch 1878 par sa coloration; il se pourrait qu'elle fût la ♀ de *P. kenti*[1] dont nous ne connaissons jusqu'ici que le ♂.

Genre Holcolaetis Simon 1885.

1. *Holcolaetis vidua* n. sp.

(Fig. 15).

♂: Céphalothorax brun-rouge, avec la région céphalique noire. Pubescence du céphalothorax blanche en dessus, avec une zone marginale brune, coupée d'une ligne de pubescence blanche; région céphalique couverte de pubescence fauve (effacée)[1]. Cils fauve-orangé et blancs. Barbes formées de crins noirs. Chélicères brun-rouge; sternum et pattes brun-olivâtre, les pattes couvertes de pubescence blanche; protarses et tarses jaunes, avec les protarses annelés de brun à l'extrémité. Abdomen noir, entièrement divisé

[1] La pubescence du corps et des pattes est formée de poils plumeux.

par une assez large bande festonnée plus claire à pubescence blanche. Région ventrale noirâtre.

Yeux antérieurs en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait par le centre des médians), les médians deux fois plus gros que les latéraux. Yeux de la 2me ligne d'1/3 plus petits que les latéraux antérieurs, un peu plus rapprochés des latéraux antérieurs que des postérieurs. Ces derniers sont un peu plus petits que les latéraux antérieurs et séparés des yeux de la 2me ligne par un intervalle plus grand que leur diamètre. Groupe oculaire d'1/3 plus large que long, à bords latéraux parallèles, beaucoup plus étroit que le céphalothorax, atteignant presque en arrière la moitié de la longueur du céphalothorax.

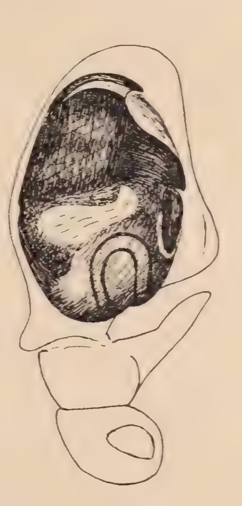


Fig. 15.

Holcolaetis vidua n. sp. ♂.

Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

Bandeau trois fois plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Marge antérieure des chélicères pourvue de quatre dents, la postérieure de six petites dents subégales.

Pattes-mâchoires (fig. 15) brunes, avec l'extrémité des fémurs et patellas jaunes, couvertes de pubescence blanche, voisines de celles de *H. xerampelina* Simon 1885 [1] avec les différences suivantes: chez *H. vidua*, l'apophyse tibiale est un peu plus grêle et dépourvue de dent antérieure; la saillie tarsale externe, vue par dessous, est un peu plus large et plus obtuse; le conducteur est régulièrement arqué à l'extrémité (non recourbé en avant) et les processus latéraux externes du bulbe sont situés un peu plus en arrière.

Pattes I mutilées. Tibias et patellas des pattes antérieures frangés de crins noirs.

Longueur totale, 7mm; longueur du céphalothorax, 3mm,7.

Habitat: Poko (1 ♂, type, VIII).

[1] Cf. de Lessert 1925a, p. 432, fig. 5 et 6.

Le genre *Holcolaetis* comprend deux autres espèces: *H. albobarbata* Simon 1909 et *H. vellerea* Simon 1909 de l'Afrique occidentale.

B. **Salticidae unidentati.**

Genre Leptorchestes Thorell 1870.

1. *Leptorchestes reimoseri* n. sp.

(Fig. 16.)

♀: Céphalothorax, chélicères, pièces buccales, sternum noirs. Céphalothorax couvert de poils blancs, simples, espacés. Cils blancs, barbes d'un blanc sale, formées de poils simples. Pattes-mâchoires noires, avec les fémurs un peu éclaircis. Pattes I et II jaune-testacé, avec les fémurs, patellas et tibias rayés de noir, les protarses et les tarses obscurcis. Pattes III et IV noires, avec les hanches IV tachées de testacé en avant, les tarses éclaircis. Abdomen (en mauvais état) noirâtre, coupé, vers le milieu, de deux bandes obliques blanches. Filières supérieures noires, les médianes et inférieures fauves. Pubescence de l'abdomen formée de poils simples fauve doré.

Céphalothorax (fig. 16 A) finement chagriné, d'$^1/_3$ environ plus long que large, à bords latéraux presque parallèles, légèrement

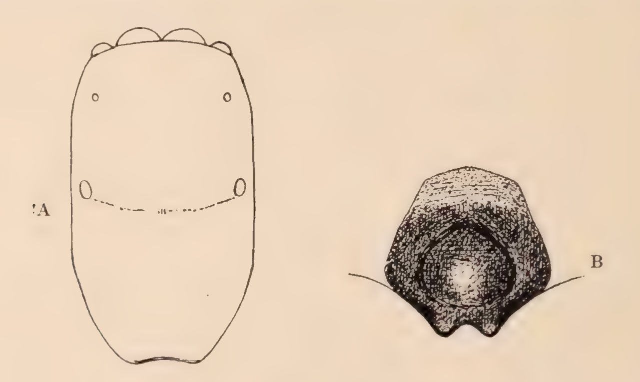


Fig. 16.
Leptorchestes reimoseri n. sp. ♀.
A. = Céphalothorax vu par dessus.
B. = Epigyne.

atténué en avant, davantage en arrière où il est obtus et finement rebordé. Région céphalique plane, région thoracique creusée d'une

légère dépression en arrière des yeux postérieurs, inclinée et convexe, un peu moins élevée que la région céphalique.

Yeux antérieurs contigus, en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait par le centre des médians), les médians deux fois plus gros que les latéraux. Yeux de la 2me ligne trois fois plus petits que les latéraux antérieurs, deux fois plus rapprochés de ces derniers que des postérieurs. Yeux postérieurs de même grosseur environ que les latéraux antérieurs, séparés des yeux de la 2me ligne par un intervalle trois fois environ plus grand que leur diamètre. Groupe oculaire aussi large que long, un peu plus large en arrière qu'en avant, un peu plus étroit que le céphalothorax en arrière, atteignant presque en arrière le milieu du céphalothorax.

Bandeau trois fois plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Sternum étroit, quatre fois plus étroit (entre les hanches II) que long, à bords parallèles, régulièrement atténué en arrière, et terminé en pointe aiguë, atténué et tronqué en avant, avec le bord antérieur plus étroit que le labium.

Labium une fois et $^1/_2$ plus long que large, atténué et obtus. Lames-maxillaires, longues, arrondies au côté externe. Chélicères légèrement inclinées en avant. Marge antérieure munie de deux dents triangulaires contiguës, dont l'antérieure (externe) la plus grande; marge postérieure dépourvue de dent.

Tarse des pattes-mâchoires dilaté, subtriangulaire.

Hanches I séparées par un intervalle à peine plus petit que la largeur du labium.

Patella + tibia IV (= 3^{mm},5) > I > II = III.

Protarse I < tibia.

Tibias I pourvus de 3–3 longues épines couchées; protarses I munis en dessous de deux longues épines couchées.

Lorum du pédicule (1^{mm},7) bisegmenté, avec le segment antérieur beaucoup plus court que le postérieur.

Epigyne (fig. 16 B) formant une plaque subhexagonale, brun-noirâtre, aussi longue environ que large, atténuée en avant et en arrière, pourvue sur son bord postérieur de deux saillies obtuses, séparées par une échancrure triangulaire. Cette plaque renferme une plagule cordiforme lisse, mal définie.

Longueur totale, 9^{mm}; longueur du céphalothorax, 3^{mm},5. largeur du céphalothorax, 2^{mm},2.

Habitat: Faradje (1 ♀, type, I).

L. reimoseri se différencie des autres espèces du genre *Leptorchestes*[1] par le nombre des épines tibiales et du genre *Araegus* [2] par le sternum moins atténué en avant. Il doit être très voisin du genre *Kima* [3] mais, chez les espèces de ce genre, les hanches I sont séparées par un intervalle plus large que le labium, qui paraît aussi large que le bord antérieur du sternum.

Genre Menemerus Simon 1868.

1. *Menemerus bivittatus* (Dufour) 1831 [4].

Espèce répandue dans presque toutes les régions tropicales du monde.

Habitat: Basoko (♂, VIII), Stanleyville (♂ ♀, IX).

2. *Menemerus congoensis* n. sp.

(Fig. 17.)

♂: Céphalothorax brun-châtain foncé, orné d'une étroite bande marginale de pubescence blanche. Région oculaire couverte de pubescence blanche et rousse. Cils fauves; barbes blanches. Chélicères, pièces buccales, sternum brun-châtain foncé. Pattes-mâchoires brun-châtain foncé, avec l'extrémité du fémur et de la patella couverte de pubescence blanche. Pattes I et II presque

[1] Représenté dans le Nord de l'Afrique par *L. mutilloides* (Lucas) 1846.

[2] Le genre *Araegus* Simon 1900 comprend deux espèces : *A.* (?) *fornasinii* (Pavesi) 1881 de Mozambique et *mimicus* Simon 1900 du Transvaal.

[3] Cf. Peckham 1902, p. 334; 1903, p. 252, pl. 29, fig. 3 et 4.

Le genre *Kima* est représenté par deux espèces: *K. africana* et *variabilis* Peckham 1903 du Cap, dont on ne connaît que les ♂.

D'après les Peckham, le groupe oculaire occuperait les 2/5 de la longueur du céphalothorax, ce qui ne correspond pas à la fig. 4 de ces auteurs, où ce groupe paraît atteindre la moitié de la longueur du céphalothorax.

[4] Voir la synonymie dans: Simon 1909, p. 428.

Il faut peut-être ajouter à la liste des synonymes donnée par Simon: *Attus comptus* (Bösenberg und Lenz 1894, p. 30, pl. 1, fig. 5).

entièrement brun-châtain, avec la base des protarses et des tarses éclaircie. Pattes III et IV jaune-testacé, annelées de brun-noir. Abdomen noirâtre, indistinctement varié de testacé. Région ventrale noirâtre. Filières supérieures et inférieures noires, les médianes testacées.

Céphalothorax peu élevé et plan en dessus.

Yeux antérieurs en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait par le centre des médians), subcontigus, les médians deux fois plus gros que les latéraux. Yeux de la 2me ligne trois fois plus petits que les latéraux antérieurs, plus rapprochés des yeux postérieurs que des latéraux antérieurs. Yeux postérieurs de même grosseur que les latéraux antérieurs, séparés des yeux de la 2me ligne par un intervalle égal environ à leur propre diamètre. Groupe oculaire d'$^1/_3$ environ plus large que long, à bords latéraux presque parallèles, atteignant les $^2/_5$ de la longueur du céphalothorax, beaucoup plus étroit que ce dernier en arrière.

Bandeau très réduit.

Chélicères verticales et parallèles, leur marge inférieure pourvue d'une dent conique, éloignée de la base du crochet.

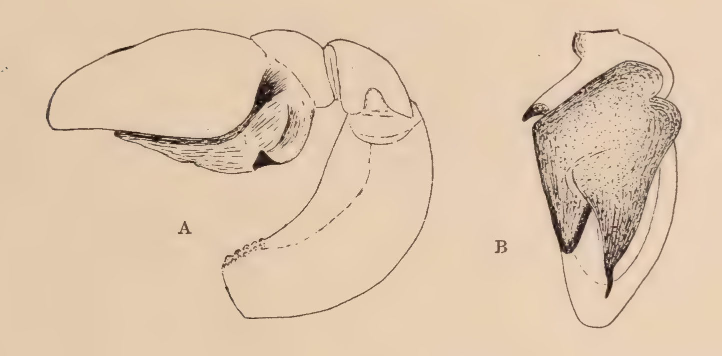


FIG. 17.

Menemerus congoensis n. sp. ♂.

A. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.
B. = Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

Lames-maxillaires arrondies en avant et pourvues d'une saillie externe obtuse.

Pattes-mâchoires (fig. 17 A et B). Fémur épais, assez fortement arqué, présentant à la base, en dessous, une série de granulations.

Patella et tibia courts et convexes en dessus, la patella un peu plus longue que le tibia qui présente une apophyse inféro-externe accolée au bulbe (peu visible), arquée en bas, dirigée obliquement en dehors, un peu relevée et obliquement tronquée à l'extrémité qui est légèrement malléiforme. Tarse un peu plus court que le fémur, atténué en avant, tronqué à la base avec l'angle interne arrondi, l'angle externe droit. Bulbe débordant sous le tibia en arrière, profondément échancré en avant et divisé en deux saillies coniques, dont l'interne est prolongée en court stylus, légèrement arqué. A sa base, le bulbe est obliquement tronqué du côté externe et échancré du côté interne, formant deux saillies arrondies.

Tibias I des pattes munis de 2-1 spinules en dessous; protarses I pourvus de 2-2 épines inférieures. Ces articles sont dépourvus d'épines latérales.

Longueur totale, 4^{mm} à 5^{mm}; longueur du céphalothorax, $2^{mm},5$.

Habitat: Avakubi (2 ♂, dont le type, VIII).

Chez l'espèce très voisine *M. bivittatus* (Duf.), l'apophyse tibiale est cylindrique, obtuse, à peine arquée, l'angle basal externe du tarse forme une petite pointe aiguë, le bulbe est obliquement tronqué à la base du côté interne ou peu échancré, mais sans saillies arrondies, le stylus est plus large à la base, plus arqué et plus aigu.

M. congoensis diffère de *M. animatus* Cambridge [1] par le fémur des pattes-mâchoires dépourvu de dent basale, la forme de l'apophyse tibiale des pattes mâchoires qui est, d'après la fig. 89*d* de Cambridge, droite, perpendiculaire et dirigée en bas.

Menemerus animatus Cb. et *semilimbatus* (Hahn) [2] me sont inconnus en nature.

Genre Pseudicius Simon 1885.

1. *Pseudicius festuculaeformis* Lessert 1925.

P. festuculaeformis. de Lessert 1925[a], p. 465, fig. 50 à 54.

Le type a été décrit du Kilimandjaro.

Habitat: Faradje (1 ♂, I).

[1] Cambridge 1876, p. 622, pl. 60, fig. 89.

[2] Cf. Simon 1876, p. 32, pl. 11, fig. 10; 1892–1903, Vol. 2, p. 595, fig. 729 L.

Genre STENAELURILLUS Simon 1885.

1. *Stenaelurillus hirsutus* n. sp.

(Fig. 18.)

♂: Céphalothorax brun-rouge, teinté de noirâtre, orné de deux bandes longitudinales (effacées) de pubescence blanche, partant du bord interne des yeux postérieurs et de deux bandes marginales assez larges (effacées) de poils blancs. Groupe oculaire garni de crins noirs, formant, de chaque côté, deux touffes dressées en forme de cornes, séparées par une tache claire. Cette tache, rétrécie en avant, passe entre les yeux médians antérieurs où elle est très blanche, formée de poils dressées et atteint le bord inférieur du bandeau. Ce dernier est revêtu de pubescence blanche coupée de deux bandes de pubescence noire sous les yeux médians (fig. 18 B). Cils noirs et fauve-orangé. Chélicères noirâtres. Pièces buccales, sternum jaune-testacé. Pattes-mâchoires jaunes, revêtues de crins noirs en dessus et de crins blancs au bord interne. Pattes jaunes, avec les fémurs, patellas, tibias et protarses postérieurs variés et annelés de noirâtre. Pubescence du sternum et des pattes formée de poils simples, blancs. Abdomen noir, orné, dans la moitié postérieure, d'une tachette blanche, située sur la ligne médiane, un peu en avant des filières; région ventrale testacée, ornée de deux traits longitudinaux plus foncés. Filières supérieures noires, les inférieures testacées.

Céphalothorax plus long ($2^{mm},7$) que large (2^{mm}); vu de profil, il est plan en dessus, assez brusquement incliné en arrière sur la partie thoracique.

Yeux antérieurs en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait par le centre des médians; une ligne passant par le sommet des yeux antérieurs serait légèrement recurvée), les médians d'$^1/_3$ plus gros que les latéraux, presque équidistants, séparés par un intervalle six fois plus petit que le diamètre des latéraux. Yeux de la deuxième ligne trois fois plus petits que les antérieurs, d'$^1/_3$ plus rapprochés des postérieurs que des antérieurs, séparés des postérieurs par un intervalle deux fois plus grand que leur propre diamètre. Yeux postérieurs de même gros-

seur environ que les latéraux antérieurs. Groupe oculaire à bords latéraux parallèles, d'$^1/_3$ plus large que long, occupant les $^2/_5$ de la longueur du céphalothorax, presque aussi large en arrière que le céphalothorax.



Fig. 18.

Stenaelurillus hirsutus n. sp. ♂.

A. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.
B. = Face antérieure du céphalothorax.

Bandeau un peu plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Chélicères verticales, très courtes, munies d'une petite dent à la marge postérieure.

Pattes-mâchoires (fig. 18 A). Tibia plus court en dessus que la patella, présentant à son bord antérieur, du côté externe, une apophyse spiniforme grêle, ,dirigée en avant, légèrement arquée en bas, aiguë. Tarse trois fois plus long que le tibia, atténué et tronqué à l'extrémité, presque entièrement occupé en dessous par un bulbe prolongé en arrière sous le tibia et rétréci en cône un peu arqué en dedans [1].

Tibias I pourvus de 3–2 épines inférieures et de deux latérales; protarses I munis en dessous de 2–2 épines, d'une épine latérale antérieure et d'une postérieure.

[1] Chez *S. uniguttatus* Lessert 1925 le bulbe est plus bombé et son extrémité postérieure est coudée assez brusquement en dedans.

Patella + tibia III (= 2^{mm},2) > IV > I > II.

Patella + tibia IV < protarse et tarse IV.

Abdomen recouvert d'un scutum antérieur et muni au bord antérieur d'une touffe de crins arqués et dressés.

Longueur totale, 5^{mm}; longueur du céphalothorax, 2^{mm},7.

Habitat : Faradje (♂, type, I).

Diffère des espèces africaines du genre *Stenaelurillus*[1] par la coloration du bandeau.

Genre Habrocestum Simon 1876.

1. *Habrocestum rubroclypeatum* n. sp.

(Fig. 19.)

♂: Céphalothorax brun-noirâtre, avec les yeux situés sur des taches noires; en arrière du groupe oculaire, un trait en Λ très ouvert, puis une région éclaircie, aussi large que le groupe oculaire, limitée en arrière par une bande semicirculaire de pubescence blanche, soulignant en avant les yeux postérieurs[2]. Bandeau couvert de pubescence rouge vif serrée. Chélicères, pièces buccales brun-châtain. Pattes brun-châtain, les postérieures annelées de testacé. L'abdomen (fig. 19 A) présente les taches caractéristiques des *Habrocestum*, blanches sur fond noir, soit : une bande antérieure recurvée, vers le milieu une bande transversale recurvée, atténuée aux extrémités, reliée à la bande antérieure, suivie en arrière de trois chevrons accolés. Dans la moitié postérieure, quatre tachettes blanches sont disposées en trapèze rétréci en arrière. Région ventrale testacée, ornée de trois lignes parallèles brunes.

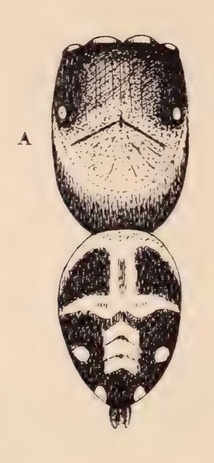
Céphalothorax d'$^{1}/_{4}$ plus long que large, à bords presque parallèles.

Yeux antérieurs en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait par le centre des médians), les médians deux fois plus gros que les latéraux. Yeux de la deuxième ligne trois fois plus petits que les latéraux antérieurs, situés à égale distance de ces derniers et des postérieurs. Yeux postérieurs de

[1] Cf. de Lessert 1925a, p. 479.

[2] La pubescence est formée de poils simples.

même grosseur que les latéraux antérieurs, séparés des yeux de la deuxième ligne par un intervalle égal à leur diamètre. Groupe oculaire d'$^{1}/_{3}$ plus large que long, à peine plus large en arrière



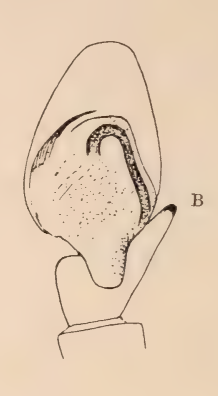


Fig. 19.

Habrocestum rubroclypeatum n. sp. ♂.

A. = Corps vu par dessus.
B. = Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

qu'en avant, n'atteignant pas en arrière la moitié de la longueur du céphalothorax, un peu moins large en arrière que le céphalothorax.

Bandeau vertical, égal environ au rayon des yeux médians antérieurs.

Pattes-mâchoires (fig. 19 B) brun-châtain, revêtues de poils blancs et gris. Tibia un peu plus court en dessus que la patella, pourvu à son bord externe d'une apophyse droite, dirigée obliquement en avant, légèrement atténuée vers l'extrémité, obtuse. L'apophyse tibiale est pourvue, sur son bord supérieur, près de l'extrémité, d'une très petite dent. Face inférieure du tibia garnie de longs crins noirs divergents. Bulbe pourvu en arrière d'un appendice obtus s'avançant sous le tibia (fig. 19 B).

Pattes III > IV.

Tibias I munis de 3-3 épines inférieures et de deux latérales antérieures. Protarses I pourvus de 2-2 épines en dessous, dépourvus d'épines latérales.

Longueur totale, 3mm,5 à 4mm,5; longueur du céphalothorax, 2mm à 2mm,5.

Habitat: Faradje (♂♀, types, I).

H. rubroclypeatum se rapproche de *H. bovoei* (Lucas)[1] par la pubescence rouge vif de son bandeau.

Le genre *Habrocestum* est représenté en Afrique par les espèces suivantes:

H. albimanus Simon 1901 (Colonie du Cap), *H. algericum* Dalmas 1920 (Algérie), *H. annae* Peckham 1903 (Natal), *H. bovoei* Lucas 1846 (Algérie, Maroc), *H. flavimanus* Simon 1901 (Colonie du Cap), *H. laurae* Peckham 1903 (Natal), *H. lepidum* Dalmas 1920 (Algérie), *H. luculentum* Peckham 1903 (Colonie du Cap), *H. nigricans* Dalmas 1920 (Tunisie), *H. ornaticeps* (Simon) 1868 (Maroc), *H. schinzi* Simon 1887 (Afr. S.-Occ.), *H. simoni* Dalmas 1920 (Algérie).

Je crois qu'on peut rattacher au genre *Habrocestum* le *Saitis sapiens* Peckham[2]; par contre, *Habrocestum dotatum* Peckham[3] appartient probablement au genre *Hyllus* (♀ = ? *H. ventrilineatus* Strand).

Genre Phlegra Simon 1876.

1. *Phlegra tristis* n. sp.

(Fig. 20.)

♀: Corps, pattes-mâchoires, pattes, pièces buccales, sternum brun-châtain foncé. Abdomen noir, indistinctement ponctué de testacé, orné de quatre lignes longitudinales noires, effacées[4]. Le corps est couvert de poils simples blancs et roux, peu serrés; le céphalothorax est orné de crins noirs, plus serrés sur la région céphalique. Cils et barbes blancs.

Céphalothorax allongé, d'$^1/_3$ plus long que large; vu de profil, il est peu élevé et peu convexe.

Yeux antérieurs subconnivents, disposés en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait dans la ½ supérieure

[1] Cf. Lucas 1846, p. 179, pl. 9, fig. 7 ; Dalmas 1920, p. 66.
[2] Cf. Peckham 1903, p. 196, pl. 31, fig. 5.
[3] Cf. Peckham 1903, p. 239, pl. 27, fig. 6.
[4] Les exemplaires sont tous dans un état de conservation défectueux.

des médians), les médians deux fois plus gros que les latéraux. Yeux de la deuxième ligne trois fois plus petits que les latéraux antérieurs, situés à égale distance des latéraux antérieurs et des postérieurs. Yeux postérieurs de même grosseur que les latéraux antérieurs, séparés des yeux de la deuxième ligne par un intervalle égal à leur propre diamètre. Groupe oculaire à peine plus



Fig. 20.

Phlegra tristis n. sp.

A. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.
B. = ♀. Epigyne (desséché).

large en arrière qu'en avant, plus étroit que le céphalothorax en arrière, d'$^1/_3$ plus large que long, trois fois environ plus court que le céphalothorax.

Bandeau incliné en arrière, deux fois plus court que le diamètre des yeux antérieurs.

Patella + tibia IV > I = III > II.

Tibias I munis de 3-3 épines inférieures (sans épines latérales); protarses I pourvus de 2-2 épines en dessous (sans épines latérales); protarses IV présentant trois verticilles d'épines.

Epigyne (fig. 20 B) en plaque arrondie, à peine plus large que longue, présentant en arrière deux fossettes profondes subovales, séparées par une carène longitudinale plus de deux fois plus étroite que chacune des deux fossettes.

Longueur totale, 7^{mm},5 à 8^{mm},5; longueur totale, 3^{mm},2 à 3^{mm},6.

♂: Coloration et caractères comme chez la ♀, avec l'abdomen recouvert d'un scutum antérieur.

Patella + tibia IV > I > III = II.

Pattes-mâchoires (fig. 20 A) brun-châtain (pubescence ?). Tibia à peine plus court que la patella, pourvu à l'extrémité, du côté externe, de deux apophyses dirigées en avant, séparées par une large échancrure: l'inférieure droite, assez grêle, un peu atténuée en avant, subaiguë, la supérieure plus courte et arquée vers la base du tarse, un peu obliquement tronquée à l'extrémité [1]. Tarse plus long que patella + tibia, presque entièrement occupé en dessous par un bulbe prolongé en arrière, sur le bord externe du tibia, en saillie conique.

Longueur totale, 7^{mm}; longueur du céphalothorax, $3^{mm},8$.

Habitat : Faradje (♂♀, types, I).

2. *Phlegra trifoveolata* n. sp.

(Fig. 21.)

♀: Même livrée que *P. bresnieri* [2]. Céphalothorax brun-noir, orné de deux bandes longitudinales étroites et parallèles de pubescence blanche passant au bord interne des yeux postérieurs, divergeant près du bord postérieur et de deux bandes marginales étroites de pubescence blanche. Groupe oculaire couvert en avant de pubescence blanche et fauve. Cils fauves et blancs; barbes blanches. Chelicères, pièces buccales, sternum, pattes-mâchoires, pattes brun-noirâtre. Abdomen noirâtre, orné de quelques tachettes antérieures et de trois bandes longitudinales de pubescence blanche, une médiane et deux marginales.

Céphalothorax, yeux, épines comme chez *P. tristis.*

Patella + tibia IV = III > I > II.

Epigyne (fig. 21) en plaque fauve-rouge subarrondie, un peu tronquée en avant, environ aussi longue que large, finement striée transversalement, creusée au milieu de son bord postérieur d'une dépression subtriangulaire arrondie (recurvée) en avant,

[1] Chez *P. fasciata,* l'apophyse tibiale supérieure des pattes-mâchoires est plus épaisse, l'inférieure malléiforme (du reste un peu variable).

[2] Cf. *Salticus Bresnieri.* Lucas 1846, p. 154, pl. 7, fig. 8.

ouverte en arrière. En avant de cette dépression, deux fossettes noires, ovales allongées, obliques, convergeant en avant, séparées par un intervalle un peu plus grand que leur petit diamètre et entourées (sauf à leur bord interne) d'un fin rebord.



Fig. 21.
Phlegra trifoveolata n. sp. ♀
Epigyne (desséché).

Longueur totale, 10^{mm}; longueur du céphalothorax, 4^{mm},5.

Habitat : Faradje (♀, type).

Le genre *Phlegra* était jusqu'ici représenté en Afrique par les espèces suivantes : *P. abyssinica* Strand 1906 (Ethiopie), *P. albostriata* Simon 1901 (Afr. austr.), *P. bairstowi* Simon 1885 (Colonie du Cap), *bresnieri* (Lucas) 1846 (Région méditerranéenne) et subsp. *meridionalis* Strand 1906 (Ethiopie), *desquamata* Strand 1906 (Ethiopie), *fulvotrilineata* (Lucas) 1846 (Algérie), *imperiosa* Peckham 1903 (Colonie du Cap), *nitidiventris* (Lucas) 1846 (Algérie, Tunisie), *ruficapilla* Simon [1], *sapphirina* (Thorell) 1875 (Algérie), *suaverubens* Simon 1885 (Sénégal).

Genre Avakubia n. gen.

Céphalothorax d'$^1/_6$ plus long que large, subarrondi, atténué en arrière sur la région thoracique, marqué d'une impression recurvée au niveau des yeux postérieurs, déprimé de chaque côté entre les yeux (fig. 22 A). Vu de profil (fig. 23 A), le céphalothorax est presque deux fois plus long que haut, incliné en avant et à peine convexe sur le groupe oculaire, assez fortement incliné en arrière et convexe en arrière des yeux postérieurs.

Yeux antérieurs en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait par le centre des médians), les médians deux fois plus gros que les latéraux. Yeux médians antérieurs subconnivents ; yeux latéraux séparés des médians par un intervalle trois fois plus petit que leur propre diamètre. Yeux de la 2me ligne quatre fois environ plus petits que les latéraux antérieurs, situés à égale

[1] Cette espèce est citée par Simon 1892-1903, Vol. 2, p. 666, mais j'ignore où elle a été décrite.

distance environ des latéraux antérieurs et des postérieurs. Yeux postérieurs situés sur le bord externe de fortes saillies, un peu plus petits que les latéraux antérieurs, séparés des yeux de la 2me ligne par un intervalle un peu plus grand que leur propre diamètre. Groupe oculaire formant un trapèze plus étroit en avant qu'en arrière, presque deux fois plus large en arrière que long, aussi large que le céphalothorax en arrière, atteignant presque en arrière la moitié de la longueur du céphalothorax.

Bandeau un peu incliné en arrière, quatre fois environ plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

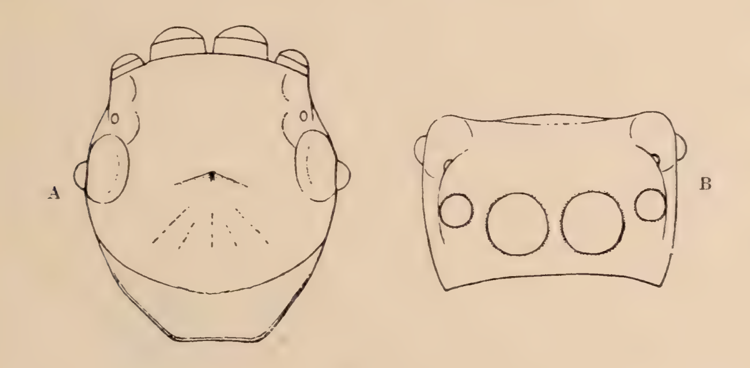


Fig. 22.

Avakubia castanea n. sp. ♀.

A. = Céphalothorax vu par dessus.
B. = Céphalothorax vu par devant.

Chélicères verticales, à bords parallèles, légèrement bombées à la base en avant. Marge antérieure pourvue de deux dents contiguës (dont la postérieure la plus petite); marge inférieure munie d'une dent robuste, triangulaire, aiguë, assez éloignée de la base du crochet qui est normal.

Labium d'$^1/_3$ plus long que large, dépassant en avant la moitié de la longueur des lames. Lames-maxillaires régulièrement arrondies du côté externe. Sternum presque deux fois plus long que large, à bords latéraux parallèles, terminé en arrière en pointe subtriangulaire.

Pattes I à peine plus robustes que les suivantes. Hanches I subcontiguës, séparées par un intervalle plus étroit que le labium.

Tibias I pourvus de 3-3 épines inférieures et de deux épines latérales de chaque côté; protarses I munis de 2-2 épines en dessous et de deux épines latérales de chaque côté. Protarses IV armés de trois verticilles d'épines.

Abdomen ovale, normal.

Le nouveau genre *Avakubia* paraît surtout voisin du genre *Pensacola* [1] dont il diffère par la présence de saillies oculaires et par le groupe oculaire plus large en arrière qu'en avant.

1. *Avakubia castanea* n. sp.

(Fig. 22, 23 et 24.)

♀: (exemplaires en état de conservation défectueux). Céphalothorax, chélicères, pièces buccales, sternum, pattes-mâchoires et pattes brun-châtain [2]. Saillies oculaires brun-noir. Pubescence du céphalothorax et des pattes fauve très clair et blanche [3]. Barbes et





Fig. 23.

Avakubia castanea n. sp. ♀.

A. = Céphalothorax vu de profil.

B. = Epigyne.

cils fauve-blanchâtre. Abdomen testacé, couvert de pubescence blanche et brune, orné, dans la moitié postérieure, d'un chevron clair. Région ventrale blanchâtre, divisée par une large bande noirâtre.

Céphalothorax, yeux, chélicères, épines des pattes voir caractères génériques.

[1] Cf. Simon 1892-1903, Vol. 2, p. 678, fig. 796 et suivantes.

[2] Un exemplaire a les fémurs jaunes, tachés de noir à l'extrémité en dessus; les autres articles des pattes sont plus ou moins rembrunis.

[3] La pubescence du corps et des pattes est formée de poils simples.

Patella + tibia I > II = III > IV.

Epigyne (fig. 23 B) en plaque subarrondie, un peu plus longue que large, fauve-rougeâtre, présentant à son bord postérieur deux réceptacles séminaux arrondis et accolés ; en avant de ces réceptacles, une région brun foncé, atténuée et tronquée en avant, ornée sur les bords de deux tachettes ovales blanches et au milieu d'une dépression peu distincte, arrondie en avant.

Longueur totale, 6^{mm} à $7^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $3^{mm},1$ à $3^{mm},5$.

♂ [1]: Coloration et caractères comme chez la ♀, avec les yeux latéraux antérieurs séparés des médians par un intervalle quatre fois plus petit que leur propre diamètre. Lames-maxillaires à peine dentées sur leur bord antéro-externe.

Pattes-mâchoires (fig. 24) brun-châtain. Tibia, vu de profil (fig. 24 B), un peu plus court en dessus que la patella, muni à son

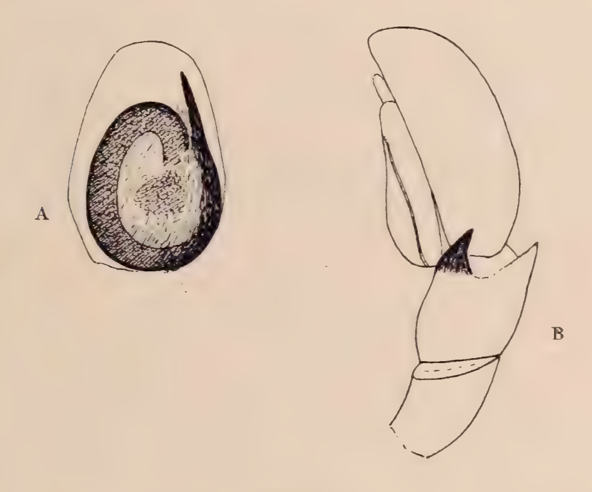


Fig. 24.

Avakubia castanea n. sp. ♂.

A. = Tarse de la patte-mâchoire droite vu par dessous.
B. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.

bord antérieur, du côté externe, de deux apophyses séparées par une assez large échancrure : l'inférieure subtriangulaire, un peu arquée

[1] Un seul ♂ en mauvais état et dont les chélicères manquent.

en haut, noire, peu visible, accolée au tarse, la supérieure dirigée obliquement en avant, triangulaire, aiguë. Tarse aussi long que tibia + patella, ovale, peu atténué et arrondi en avant, présentant en dessous un bulbe ovale donnant naissance en avant, du côté interne, à un stylus droit, dirigé en avant, n'atteignant pas l'extrémité du tarse (fig. 24 A). Rostre quatre fois environ plus court que le tarse.

Patella + tibia I > IV > II > III.

Longueur totale, $5^{mm},5$; longueur du céphalothorax, 3^{mm}.

Habitat: Avakubi (7 ♀, 1 ♂, dont les types, VIII).

Genre Thyene Simon 1885.

1. *Thyene inflata* (Gerstäcker) 1873.

Phidippus inflatus. Gerstäcker 1873, p. 476; *Thyene inflata*, de Lessert 1925ª, p. 480, fig. 66, 67, 69, 71.

Afrique orientale. Très voisin de *T. squamulata* Simon 1885 de l'Afrique occidentale.

Habitat: Faradje (♂♀, I), Garamba (♂, VII), Medje (♂, VI), Niangara (♂, XI), Stanleyville (♂, IX).

2. *Thyene magdalenae* n. sp.

(Fig. 25.)

♀: Céphalothorax jaune, parsemé de crins noirs, avec les yeux situés sur des taches noires. Chélicères, pièces buccales, sternum jaunes. Pattes-mâchoires et pattes jaunes. Fémurs I (et généralement II) zébrés de lignes noires en avant. Abdomen testacé, orné de deux bandes longitudinales noires, convergeant un peu en arrière, marquées chacune de quatre tachettes arrondies, blanches. Entre ces bandes, une région claire, couverte de squamules blanches à reflets nacrés. L'espace situé extérieurement des bandes est moucheté de noir et revêtu de poils orangés, simples. Région ventrale testacée, coupée d'une bande noire, parfois effacée. Cils blancs; bandeau presque glabre.

Céphalothorax un peu plus long que large, à bords latéraux régulièrement incurvés.

Yeux antérieurs subcontigus, en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait vers le milieu des médians, une ligne passant par le bord supérieur des yeux antérieurs serait presque droite), les yeux médians deux fois plus gros que les laté-

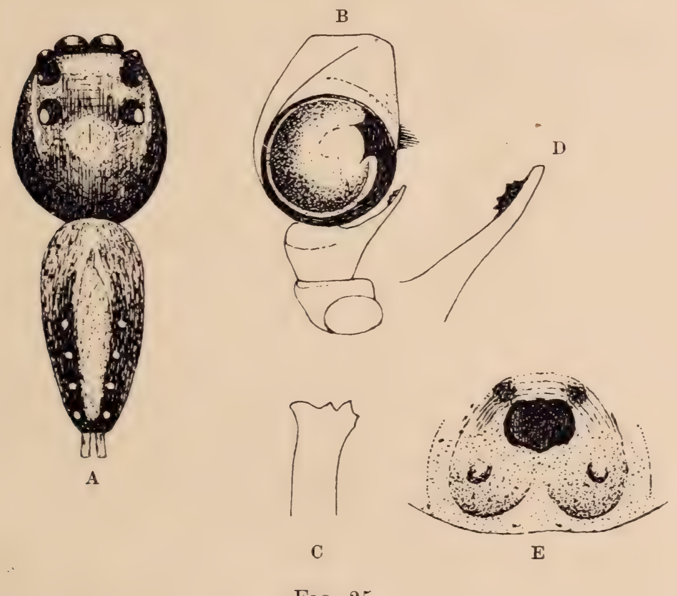


Fig. 25.

Thyene magdalenae n. sp.

A. = ♂. Corps vu par dessus.
B. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
C. = ♂. Apophyse tibiale vue du côté externe.
D. = ♂. Apophyse tibiale vue par dessous.
E. = ♀. Epigyne.

raux. Yeux de la 2me ligne trois fois plus petits que les latéraux antérieurs, plus rapprochés (mais non deux fois) de ceux-ci que des postérieurs. Yeux postérieurs un peu plus petits que les latéraux antérieurs, séparés des yeux de la 2me ligne par un intervalle deux fois plus grand que leur propre diamètre. Groupe oculaire d'$^1/_3$ environ plus large que long, à peine plus étroit en avant qu'en arrière, atteignant presque en arrière la moitié de la longueur du céphalothorax, beaucoup plus étroit que ce dernier en arrière.

Bandeau vertical, plus de deux fois plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Tibias I présentant en dessous quatre épines antérieures et trois épines postérieures ne dépassant pas en arrière le $^1/_3$ basal, les postérieures plus faibles que les antérieures. Tibias II munis en dessous de trois épines postérieures et de deux antérieures. Protarses I et II armés de 2-2 épines inférieures.

Epigyne (fig. 25 E) en plaque testacée, teintée de noirâtre, munie d'une plagule antérieure brune, d'$^1/_4$ plus large que longue, séparée du bord postérieur par un intervalle égal environ à la largeur de la plagule, qui est limitée latéralement par deux traits plus foncés, incurvés [1].

Longueur totale, $6^{mm},5$ à 7^{mm}; longueur du céphalothorax, 3^{mm}.

♂: Céphalothorax brun-rouge, passant au brun-noir sur les bords. Taches oculaires noires. Deux lignes longitudinales légèrement incurvées, formées de squamules blanches en arrière des yeux latéraux antérieurs. Groupe oculaire couvert en avant de squamules blanches; une tache formée de squamules blanches autour de la strie thoracique. Chélicères, pièces buccales brun-noirâtre. Sternum testacé, noirâtre sur les bords. Pattes brun-rouge, teintées de noir, avec les hanches, les trochanters et les tarses jaunes. Base des tibias II à IV éclaircie, jaune; protarses II à IV jaunes; base des fémurs III et IV jaunes. Abdomen (fig. 25 A) brun-rougeâtre, présentant dans la moitié postérieure deux bandes latérales noires, ornées chacune de quatre tachettes blanches; région médiane présentant en avant les vestiges d'une tache lancéolée bordée de blanc et revêtue de squamules à reflets nacrés. Région ventrale testacée, marquée d'une bande médiane noire.

Céphalothorax (fig. 25 A) plus long que large, à bords latéraux régulièrement arqués. Yeux et épines comme chez la ♀.

Pattes-mâchoires brun-noir (fig. 25 B, C, D). Tibia de même longueur environ que la patella, élargi en avant et un peu plus large en avant que long, pourvu en avant, du côté externe, d'une apophyse comprimée, grêle, aussi longue que l'article, dirigée oblique-

[1] Chez *T. ogdeni* Peckham, la plagule de l'epigyne est subarrondie et séparée du bord postérieur par un intervalle égal environ à son diamètre.

Cf. *T. Ogdenii.* PECKHAM 1903, p. 224, pl. 25, fig. 2. — *T. ogdeni* et var. *nyukiensis.* DE LESSERT 1925^a, p. 488, fig. 73, 74.

ment en avant, légèrement arquée, dilatée à l'extrémité, du côté supérieur, en carène dentée [1].

Vue du côté externe, cette apophyse paraît assez large, tronquée et découpée à l'extrémité en plusieurs dents (fig. 25 C) [2]. Tarse moins atténué en avant que chez *T. ogdeni*, obtusément tronqué.

Longueur totale, 6^{mm},5; longueur du céphalothorax, 3^{mm}.

Habitat: Avakubi (♂♀, types, VIII), Medje (♂♀, VI), Poko (♂♀, VIII).

T. magdalenae est très voisin de *T. ogdeni* Peckham (? sous-espèce) dont il se différencie, la ♀ par la forme de la plagule de l'épigyne, la taille plus petite, le ♂ par la forme de l'apophyse tibiale et du tarse des pattes-mâchoires.

Genre Hyllus C.-L. Koch 1846.

1. *Hyllus ventrilineatus* Strand 1906.

H. ventrilineatus. Strand 1908, p. 63, pl. 2, fig. 12; de Lessert 1915, p. 80, pl. 3, fig. 61, 65, 79, 80.

Une des espèces de *Hyllus* les plus répandues en Afrique centrale, découverte en Ethiopie, citée du Soudan [3], de la région du Lac Victoria et du Kilimandjaro [4], du Transvaal et du Natal [5].

Habitat: Avakubi (♂, VIII), Faradje (♂♀, I), Garamba (♂, VII), Medje (♀, VI), Poko (♀, VIII), Stanleyville (♂, IX).

2. *Hyllus congoensis* n. sp.

(Fig. 26 A.)

♂: Se différencie de *H. marleyi* [6] par le tibia des pattes-mâchoires (fig. 26 A) un peu plus long (plus long que large en avant), le stylus

[1] Chez *T. ogdeni*, c'est le bord inférieur de l'apophyse qui est dilaté en carène dentée.

[2] Chez un exemplaire, le nombre de dents est réduit à deux.

[3] Cf. de Lessert 1926^{a}, p. 11.

[4] Cf. de Lessert 1925^{a}, p. 494.

[5] L'*Attus gracilis* Bösenberg und Lenz 1894, de Zanzibar, doit être une espèce très voisine de *H. ventrilineatus*.

[6] Cf. de Lessert 1925, p. 352, fig. 15.

plus régulièrement arqué. Tarse presque deux fois plus long que le tibia. L'extrémité de l'apophyse tibiale présente plusieurs dents, dont le nombre et la disposition sont un peu variables, de même que la forme de l'appendice externe du bulbe.

Corps et pattes brun-noir, avec la base des tarses éclaircie. Céphalothorax couvert de pubescence fauve à reflets bronzés, orné d'une large bande marginale de pubescence blanche, interrompue en arrière, mais prolongée sur le bandeau et la base des chélicères. Cils fauves et blancs. Sternum et pattes-mâchoires garnis de poils blancs. Pubescence des pattes blanche et fauve. Abdomen revêtu de squamules fauves à reflets bronzés, blanches sur le bord antérieur, orné de deux tachettes marginales blanches dans le $^1/_3$ postérieur.

Yeux antérieurs en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait dans la moitié supérieure des médians), les

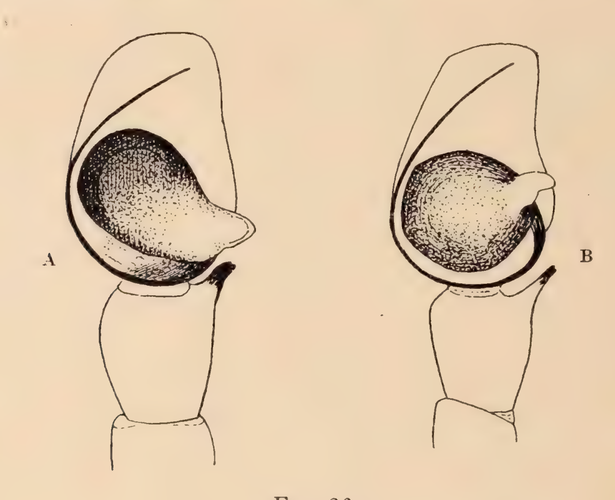


Fig. 26.

A. = *Hyllus congoensis* n. sp. ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. = *Hyllus africanus* n. sp. ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

médians subconnivents, deux fois plus gros que les latéraux, séparés des latéraux par un intervalle plus petit que le rayon de ces derniers. Yeux de la 2me ligne plus de deux fois plus petits que les latéraux antérieurs, à peine plus rapprochés de ces derniers que des postérieurs. Yeux postérieurs de même grosseur que les latéraux

antérieurs, séparés des yeux de la 2me ligne par un intervalle plus grand que leur diamètre. Groupe oculaire d'$^1/_4$ environ plus large que long, n'atteignant pas le milieu de la longueur du céphalothorax, à bords latéraux presque parallèles et beaucoup plus étroit que le céphalothorax en arrière.

Bandeau d'$^1/_3$ moins haut que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Lames-maxillaires dilatées du côté externe et obtusément coniques, dentées sur leur bord antérieur.

Chélicères normales, verticales, à bords presque parallèles. Marge postérieure pourvue d'une petite dent conique.

Patellas, tibias et protarses antérieurs frangés de crins en dessous, Tibias I munis de 3-3 épines inférieures et de deux épines latérales antérieures. Protarses I pourvus de 2-2 épines inférieures, dépourvus d'épines latérales. Protarses IV présentant trois verticilles d'épines.

Longueur totale, 6mm,5 à 10mm; longueur du céphalothorax, 3mm,2 à 5mm.

Habitat: Avakubi (♂, type, VIII), Bafwasende (♂, IX), Medje (♂, VI), Niangara (♂, XI), Poko (♂, VIII).

3. *Hyllus africanus* n. sp.

(Fig. 26 B.)

♂: Patte-mâchoire du même type que celle de *H. natali* [1], avec le tibia relativement plus long, un peu plus long que large, muni d'une apophyse apicale externe assez grêle, dirigée obliquement en avant, un peu comprimée à l'extrémité et bifide. Tarse deux fois plus long que le tibia et d'$^1/_3$ plus long que large. Bulbe subarrondi, muni du côté externe, en avant, d'un appendice nasiforme testacé, dirigé en dehors (chez *H. natali*, cet appendice est dirigé en arrière).

[1] J'ai reçu du Natal une espèce de *Hyllus*, dont la ♀ correspond à *H. natali* Peckham et le ♂ à *H. brevitarsis* ou du moins à l'espèce que j'ai décrit sous ce nom et qui n'est peut-être pas identique au type de Simon. La synonymie de *H. natali* serait la suivante:

H. natali (♀). Peckham 1903, p. 210, pl. 23, fig. 4; de Lessert 1925a, p. 495, fig. 76 (Natal, Kilimandjaro).

(?) *H. brevitarsis* (♂♀). Simon 1902, p. 391 (Colonie du Cap, Transvaal).

H. brevitarsis (♂). de Lessert 1925, p. 350, fig. 14 (Natal).

H. natalii (♀) et (?) *rubrotinctus* (♂). Strand 1909, p. 68 et 75 (Ethiopie).

Stylus comme chez *H. natali*, mais n'entourant pas deux fois le bulbe (fig. 26 B).

Corps et pattes brun-noir, les tarses éclaircis à la base. Céphalothorax couvert de pubescence fauve à reflets bronzés, avec une large bande marginale de pubescence blanche interrompue sur le bord postérieur. Cils blancs; barbes blanches, disposées sur trois rangs transversaux parallèles. Face antérieure des chélicères couverte de poils lancéolés et de crins blancs. Abdomen couvert de poils fauves à reflets bronzés, mêlés de poils blancs sur les flancs. Pattes-mâchoires revêtues de crins et de poils lancéolés blancs. Pattes garnies de poils blancs et de crins noirs.

Fémurs I sans pubescence rouge.

Yeux comme chez *H. congoensis*.

Chélicères, lames-maxillaires comme chez *H. natali*.

Tibias I pourvus de 3-3 épines inférieures, de trois épines latérales de chaque côté; protarses I munis de 2-2 épines en dessous et de une épine latérale apicale de chaque côté.

Longueur totale, 6 à $7^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $3^{mm},2$ à $3^{mm},8$.

Habitat : Avakubi (♂, VIII), Medje (♂, VI), Poko (♂, type, VIII), Stanleyville (♂, IX).

4. *Hyllus carbonarius* n. sp.

(Fig. 27.)

♂: Corps et pattes brun-noir. Pubescence du corps blanche (frottée). Cils et barbes blancs.

Disposition des yeux comme chez *H. congoensis*, mais avec le groupe oculaire presque deux fois plus long que large, occupant le $^1/_3$ de la longueur du céphalothorax, à peine plus large en arrière qu'en avant (comme chez *H. natali)*.

Lames-maxillaires dilatées et arrondies au bord externe, faiblement dentées.

Chélicères et épines comme chez *H. congoensis*.

Patte-mâchoire (fig. 27). Tibia de même longueur environ que la patella, à peine plus long que large en avant, muni à l'extrémité, du côté externe, d'une apophyse assez grêle, plus courte que

l'article, dirigée en avant, un peu arquée, régulièrement atténuée et aiguë. Tarse d'$^1/_3$ plus long que large, régulièrement atténué et arrondi en avant [1], muni d'un bulbe subovale, prolongé en arrière, sous le tibia, en saillie conique, obtusément tronquée. Stylus naissant à la base du bulbe, du côté interne, recourbé en avant et du côté externe, n'atteignant pas le bord externe du tarse.

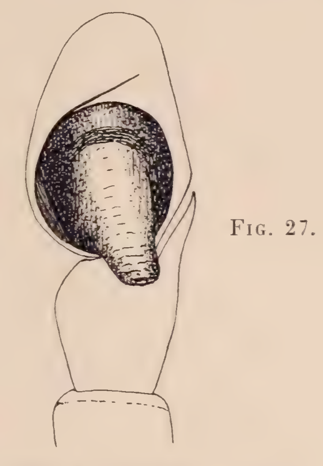


Fig. 27.

Hyllus carbonarius n. sp. ♂.
Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

Longueur totale, 6mm,5 à 8mm ; longueur du céphalothorax, 3mm,5 à 4mm,3.

Habitat : Faradje (♂, type, I).

H. carbonarius est surtout voisin de *H. holochalceus* Simon 1909 [2] de l'Ile Fernando Poo, mais sa taille est plus petite et l'apophyse tibiale est un peu arquée et non dentée.

5. *Hyllus leucomelas* (Lucas) 1858.

(Fig. 28.)

Salticus leucomelas. Lucas 1858, p. 391, pl. 13, fig. 5 ; *Hyllus leucomelas.* Simon 1887, p. 262.

♂: Yeux comme chez *H. congoensis.* Lames-maxillaires arrondies sur leur bord externe, non dentées. Dent de la marge inférieure des chélicères large et robuste, tronquée en biseau à l'extrémité.

Patte-mâchoire (fig. 28) garnie de poils blancs, à l'exception du tarse qui est couvert de crins noirs. Tibia aussi long environ que la patella, environ une fois et demi plus long que large, avec le bord interne convexe, le bord externe excavé, présentant un tubercule obtus vers le $^1/_3$ postérieur et en avant une apophyse brun-noir accolée au tibia, peu distincte, bifide. Tarse ovale, plus long que le

[1] Vu de profil, le tarse est obliquement tronqué à l'extrémité.

[2] Cf. Simon 1909, p. 98.

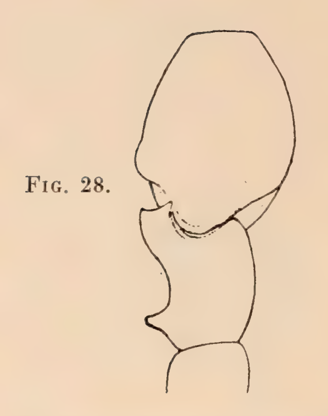


FIG. 28.

Hyllus leucomelas (Lucas)♂.
Patte-mâchoire gauche vue par dessus.

tibia, d'$^1/_3$ plus long que large, obtusément tronqué en avant, prolongé en arrière dans une échancrure du tibia. Bulbe subovale, débordant un peu en arrière sous le tibia, muni en avant, du côté interne, d'un stylus assez large, brusquement rétréci et spiniforme à l'extrémité.

Epines des pattes comme chez *H. congoensis*, mais les protarses I sont munis d'une épine apicale antérieure et de deux latérales postérieures.

Longueur totale, 9^{mm}; longueur du céphalothorax, 4^{mm}, 5.

Habitat: Avakubi (♂, VIII), Malela (♂, VI).

Espèce très répandue sur la côte de Guinée (SIMON).

STRAND décrit un *Hyllus manensis* [1] qui paraît assez voisin de *H. leucomelas*.

Genre PACHYPOESSA Simon 1902.

1. *Pachypoessa albimana* Simon 1902.

(Fig. 29.)

P. albimana SIMON 1902, p. 399; ? *Philaeus manicus* PECKHAM 1903, p. 205, pl. 24, fig. 1. [2].

♀: Céphalothorax brun-noir, un peu éclairci en arrière du groupe oculaire et orné d'une bande médiane testacée sur la région thoracique (effacée chez quelques individus). Cils blancs et orangés. Barbes blanches, disposées sur deux rangs sous les yeux latéraux antérieurs. Chélicères et pièces buccales brun-noir. Sternum fauve-rougeâtre. Pattes-mâchoires et pattes fauve-rougeâtre, indistincte-

[1] Cf. STRAND 1909, p. 83.

[2] Décrit du Mashonaland.
Le genre *Pachypoessa* est représenté en Afrique par une deuxième espèce, *P. lacertosa* Simon 1902 (Mozambique, Natal, Madagascar). *P. albimana* est cité de Sierra Leone et de l'Ile de S. Thomé.

ment annelées de noir, avec les tarses jaunes. Abdomen noirâtre, tacheté de testacé, avec quatre tachettes plus claires dans la moitié postérieure; région ventrale testacée, tachée de noirâtre et ornée de deux lignes médianes longitudinales claires.

Pubescence du corps et des pattes formée de poils simples blancs et bruns mêlés.

Céphalothorax d'$^1/_3$ plus long que large, marqué au niveau des yeux postérieurs d'une dépression recurvée, presque plan en dessus.

Yeux antérieurs en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait par le centre des médians), équidistants, séparés par un intervalle 4 fois plus petit que le diamètre des latéraux, les médians 2 fois plus gros que les latéraux. Yeux de la 2me ligne plus de deux fois plus petits que les latéraux antérieurs, situés à égale distance environ des latéraux antérieurs et des postérieurs. Yeux postérieurs un peu plus petits que les latéraux antérieurs, séparés des yeux de la 2me ligne par un intervalle plus grand que leur propre diamètre. Groupe oculaire à peine plus large en arrière qu'en avant, d'$^1/_3$ environ plus large que long, n'atteignant pas en arrière la moitié de la longueur du céphalothorax, moins large que le céphalothorax en arrière.

Bandeau presque trois fois plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Chélicères verticales et parallèles; marge inférieure munie d'une dent conique près de la base du crochet.

Pattes I plus robustes que les suivantes; hanches I séparées par un intervalle égal environ au labium. Protarses I plus longs que les tarses. Patella + tibia I > IV > III > II.

Tibias I pourvus de 3-3 épines inférieures courtes et robustes et d'une épine latérale antérieure. Protarses I munis de 2-2 épines en dessous, dépourvus d'épines latérales. Protarses IV armés de trois verticilles d'épines.

Epigyne (fig. 29 C) en plaque fauve-rougeâtre, plus longue que large, atténuée et tronquée en avant, ornée d'une plagule postérieure subtrapézoïdale, d'$^1/_3$ plus large que longue, testacée, tachée de brun foncé et creusée de deux fossettes subarrondies (un peu variables), séparées par un intervalle plus petit que leur diamètre.

Longueur totale, 8^{mm} à 9^{mm},5; longueur du céphalothorax, 3^{mm},7 à 4^{mm}.

♂: Céphalothorax et pattes brun-noir, avec les hanches et les tarses éclaircis [1]. Région antérieure et pente postérieure du céphalothorax couvertes de pubescence blanche. Cils blancs et orangés.

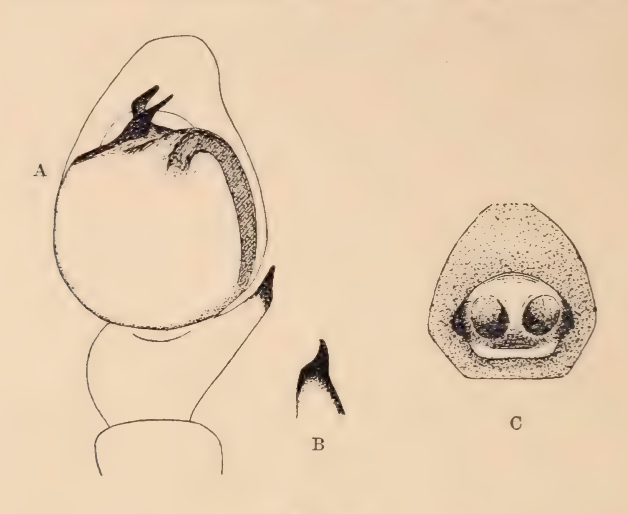


Fig. 29.

Pachypoessa albimana Simon.

A. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. = ♂. Apophyse tibiale vue du côté externe.
C. = ♀. Epigyne (à sec).

Bandeau presque deux fois plus court que les yeux médians antérieurs, garni de quelques crins noirs. Abdomen noirâtre, ponctué de testacé, avec des vestiges d'une tache antérieure lancéolée brun-rouge et, dans la 2me moitié, une série de chevrons testacés, dont l'antérieur est dilaté de chaque côté en tachette arrondie. Région ventrale présentant une bande médiane testacée, coupée d'une ligne brun-noir, parfois incomplète.

Yeux et épines comme chez la ♀, avec les tibias I munis de deux épines latérales antérieures. Angle antéro-externe des lames-maxillaires pourvu d'un tubercule obtus.

Pattes-mâchoires (fig. 29 A, B) brun-noir, avec le côté externe du tibia et le tarse couverts de pubescence blanche. Tibia plus large que long, orné de crins noirs à son bord interne, prolongé en avant

[1] Chez les exemplaires qui viennent de muer, les pattes sont indistinctement annelées de noir.

et du côté externe en apophyse dirigée obliquement en avant, atténuée et aiguë. Vu du côté externe, le tibia est plus court en dessus que la patella et l'apophyse tibiale est assez brusquement atténuée en avant en forme de griffe (fig. 29 B). Tarse d'$^1/_3$ plus long que large, subarrondi, terminé en rostre atténué et obtus, presque cinq fois plus court que le tarse. Bulbe subarrondi, présentant à son bord antérieur 2 petites apophyses noires presque parallèles, dirigées obliquement en avant, dont l'externe (stylus) est un peu plus longue et plus grêle que l'interne.

Longueur totale, $5^{mm},5$; longueur du céphalothorax, 3^{mm}.

Habitat : Faradje (♂ ♀, I).

Nos exemplaires ♂ diffèrent de la description de SIMON par les lames-maxillaires tuberculées et de *Philaeus* (?) *manicus* Peckham par leur taille plus réduite.

Genre PLEXIPPUS C. Koch 1850.

1. *Plexippus paykulli* (Audouin) 1825.

Attus Paykulli. AUDOUIN 1825, p. 172, pl. 7, fig. 22 ; 1827, p. 409; *Plexippus Paykulli.* SIMON 1892-1903, Vol. 2, p. 712, fig. 839-841 A-C [1].

Habitat : Basoko (♀, VIII), Malela (♂, VI), Stanleyville (♂♀, IX).

Espèce cosmopolite, commune dans toutes les régions tropicales et subtropicales.

GENRE VICIRIA Thorell 1877.

1. *Viciria peckhamorum* n. sp.

(Fig. 30.)

♀: Corps et pattes testacés. Yeux situés sur des taches noires. Région oculaire couverte de pubescence orangée vif [2], avec une tache de pubescence blanche vers le milieu et les yeux cerclés de poils blancs. Cils et barbes blancs, ces dernières disposées sur deux rangs.

[1] *Marpessa Stuhlmanni* (BÖSENBERG und LENZ 1894, p. 31, pl. 1, fig. 7) est peut-être synonyme de *P. paykulli.*

[2] La pubescence est formée de poils subsquamiformes.

Abdomen testacé, couvert de poils blancs, divisé longitudinalement par une bande de pubescence orangée vif, dilatée au bord antérieur.

Yeux antérieurs subconnivents en ligne recurvée (une ligne tangente au bord inférieur des latéraux passerait vers le centre des médians), les médians deux fois plus gros que les latéraux. Yeux de la 2me ligne quatre fois plus petits que les latéraux antérieurs, plus rapprochés des latéraux antérieurs que des postérieurs, séparés des antérieurs par un intervalle égal au diamètre de ces derniers. Yeux postérieurs aussi gros que les latéraux antérieurs. Groupe oculaire aussi large environ que long, à peine plus large en avant qu'en arrière, beaucoup plus étroit que le céphalothorax en arrière, atteignant en arrière la moitié de la longueur du céphalothorax.

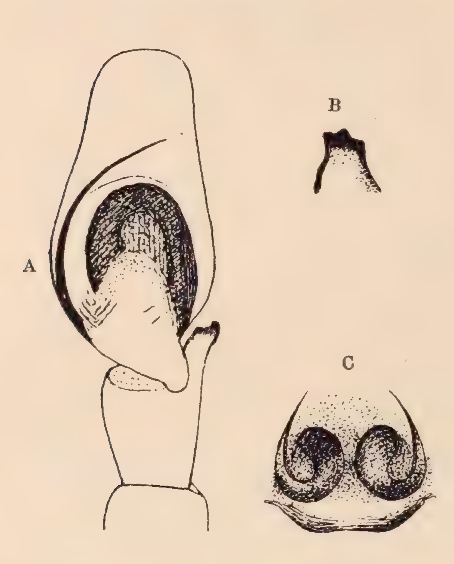


Fig. 30.

Viciria peckhamorum n. sp.

A. = ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. = ♂. Apophyse tibiale vue de profil
C. = ♀. Epigyne.

Bandeau plus court que le rayon des yeux médians antérieurs.

Tibias I pourvus de 3-3 épines inférieures, de deux latérales antérieures et d'une latérale postérieure. Protarses I munis de 2-2 épines en dessous, sans épines latérales.

Epigyne (fig. 30 C) en plaque mal définie, un peu plus large que longue, ornée de deux traits en forme de virgule renversée, accolés.

Longueur totale, 6mm,5 à 8mm; longueur du céphalothorax, 3mm à 3mm,5.

♂: Céphalothorax brun-rouge foncé, avec les yeux situés sur des taches noires. La région oculaire est couverte de pubescence orangée et présente au milieu une tache allongée formée de poils blancs. Sur la région thoracique, une bande semicirculaire de pubescence blanche, rejoignant en avant les yeux latéraux antérieurs. Cils

orangés et blancs. Bandeau presque glabre, muni de quelques crins blancs. Pattes I et II brun-rouge, à l'exception des protarses et des tarses qui sont jaunes. Fémurs, patellas et tibias I obscurcis en dessous, ainsi que les fémurs II. Fémurs I revêtus de pubescence rouge sur leur face antérieure. Tibias II éclaircis dans la région médiane. Pattes III et IV jaune-testacé, concolores.

Chélicères, pièces buccales brun-noir. Sternum brun-noir, brusquement éclairci et testacé dans le $^1/_3$ postérieur.

Abdomen presque entièrement couvert en dessus de pubescence orangée et divisé par une étroite bande de pubescence blanche, effilée en arrière. Région ventrale testacée, divisée par une bande noire.

Yeux comme chez la ♀.

Lames-maxillaires dentées. Chélicères verticales et parallèles, finement striées en avant.

Pattes-mâchoires (fig. 30 A, B) brun-rouge, revêtues de poils blancs et orangés. Tibia de même longueur que la patella, plus long que large, muni en avant, du côté externe, d'une apophyse trois fois plus courte que l'article, dirigée obliquement en avant, munie de quelques dents à l'extrémité, dont l'externe la plus robuste est recourbée en forme de griffe. Vue de profil (fig. 30 B), cette apophyse paraît tridentée. Tarse plus long que patella + tibia, plus long que large, terminé en rostre peu atténué et obtus, deux fois plus court que l'article. Bulbe ovale, prolongé en arrière, sous l'extrémité tibiale, en appendice conique, obtus. Stylus naissant au côté interne du bulbe, régulièrement arqué en avant et en dehors.

Patellas et tibias antérieurs des pattes frangés de crins noirs en dessous. Tibias I pourvus de 3-3 épines inférieures et de trois latérales de chaque côté. Protarses I et II munis de 2-2 épines en dessous et de deux latérales de chaque côté.

Patella + tibia I (= 5^{mm},2) > II > III > IV.

Longueur totale, 8^{mm}; longueur du céphalothorax, 3^{mm},5.

Habitat: Avakubi (♂♀, types, VIII).

V. peckhamorum se distingue de *V. parmata* Peckham[1] (la seule espèce de *Viciria* africaine[2] dont le ♂ soit figuré) par la forme des pattes-mâchoires.

[1] Cf. Peckham 1903, p. 234, pl. 26, fig. 5.
V. parmata est peut-être synonyme de *V. mustela* Simon 1902.

[2] J'ai donné en 1925 (p. 360) la liste des *Viciria* africaines. — *V. thoracica* Thorell 1899 a été omise dans cette liste.

2. *Viciria lawrencei* n. sp.

(Fig. 31.)

♂: Céphalothorax brun-rouge, orné, sur la région thoracique, d'une bande de pubescence très blanche, procurvée, rejoignant en avant les yeux médians antérieurs. Région thoracique, située en arrière de cette bande, noire. Cils orangés et blancs. Barbes longues et serrées, blanches, formant une touffe triangulaire sous les yeux médians antérieurs [1]. Chélicères, pièces buccales brun-rouge foncé. Sternum jaune. Hanches et trochanters, bases des fémurs, protarses (sauf les antérieurs) et tarses des pattes jaunes. Fémurs, patellas et tibias brun-noir, éclaircis et jaunes à la base. Protarses I jaunes, rembrunis dans la moitié antérieure. Abdomen noir, ponctué de testacé, orné d'une bande claire atteignant le $^1/_3$ postérieur et couverte de pubescence blanche. Région ventrale gris-testacé, coupée d'une bande médiane noire. Flancs gris-testacé, rayés de noir.

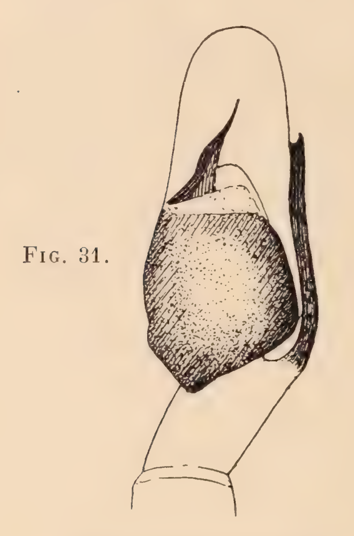


Fig. 31.

Viciria lawrencei n. sp. ♂.
Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

Yeux et bandeau comme chez *V. peckhamorum*, avec le groupe oculaire un peu plus large que long, atteignant presque en arrière la moitié de la longueur du céphalothorax.

Chélicères normales; marge inférieure munie d'une dent triangulaire, assez éloignée de la base du crochet.

Lames-maxillaires arrondies, dépourvues de dent.

Pattes-mâchoires (fig. 31) jaunes, couvertes de pubescence blanche, avec les tibias obscurcis et garnis de crins noirs. Tibia deux fois plus court que la patella, plus long que large, prolongé en avant, du côté externe, en apophyse très longue et grêle, deux fois plus longue que l'article, à bords parallèles, presque droite (à peine arquée), accolée

[1] La pubescence du corps et des pattes est formée de poils simples.

au tarse, dont elle atteint environ le $^1/_3$ apical. Cette apophyse est découpée à l'extrémité en deux dents, dont l'externe est la plus longue. Tarse aussi long que patella, deux fois plus long que large, peu atténué et arrondi en avant. Bulbe un peu prolongé, débordant sous le tibia en arrière et subtriangulaire (vu de profil, arrondi en arrière), tronqué droit à son bord antérieur où prend naissance, du côté interne, un stylus un peu sinueux, assez large à la base, terminé en pointe fine, dirigé obliquement en avant, n'atteignant pas le bord du tarse.

Tibias I munis de 3-3 épines inférieures et de deux latérales antérieures. Protarses I pourvus de 2-2 épines en dessous, sans ou avec (patte gauche) une épine latérale antérieure.

Patella + tibia I (= 4^{mm},5) > II > III = IV.

Longueur totale, 8^{mm}; longueur du céphalothorax, 3^{mm},8; largeur du céphalothorax, 2^{mm},8.

Habitat: Garamba (1 ♂, type, VII).

C. Salticidae fissidentati.

Genre Hasarius Simon 1871.

1. *Hasarius biprocessiger* n. sp.

(Fig. 32.)

♂: Céphalothorax brun-rouge, teinté de noir, orné d'une bande marginale assez large de pubescence blanche [1] rejoignant en avant les yeux médians antérieurs. Cils fauve-orangé et blancs. Chélicères, pièces buccales, sternum brun-rouge. Pattes fauve-testacé, l'extrémité des fémurs et les patellas tachées de brun-noir, les tibias annelés de brun-noir à la base et à l'extrémité, les protarses ornés d'un anneau brun-noir apical; tarses I brun-noir. Pubescence des pattes blanche. Abdomen gris-testacé, revêtu de pubescence blanche teintée de fauve, pourvu d'un scutum antérieur brun-rouge, bordé en avant, de chaque côté, d'une tache oblique noire. Vers le milieu, deux taches latérales noires obliques. Région postérieure de l'abdomen obscurcie. Région ventrale noirâtre.

Yeux antérieurs subcontigus, en ligne recurvée (une ligne tangente

[1] La pubescence du corps est formée de poils simples.

au bord inférieur des latéraux passerait dans la moitié supérieure des médians), les médians deux fois plus gros que les latéraux. Yeux de la deuxième ligne trois fois environ plus petits que les postérieurs, situés à égale distance environ des postérieurs et des antérieurs, séparés des postérieurs par un intervalle un peu plus grand que le diamètre de ces derniers. Groupe oculaire d'$^1/_3$ environ plus large que long, à bords presque parallèles, plus étroit que le céphalothorax en arrière, atteignant les $^2/_5$ environ de la longueur du céphalothorax.

Bandeau pourvu de quelques crins noirs, cinq fois plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Lames-maxillaires dilatées et tronquées à l'extrémité, avec l'angle externe droit et muni d'une dent.

Chélicères verticales, à bords parallèles, striées transversalement en avant, munies d'une dent bifide à leur marge postérieure.

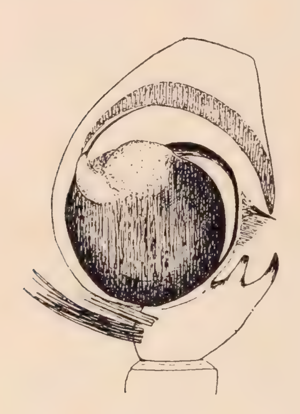


Fig. 32.
Hasarius biprocessiger n. sp. ♂.
Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

Pattes-mâchoires (fig. 32) fauve-rouge ou testacé, avec le tarse brun-noir. Fémur et patella garnis de pubescence blanche en dessus, tibia revêtu de poils blancs au bord externe; tarse garni de crins noirs. Tibia un peu plus court en dessus que la patella, plus large que long, prolongé en avant, du côté externe, en deux apophyses, dirigées obliquement en avant, légèrement divergentes : l'interne droite et obtusément tronquée à l'extrémité, l'externe un peu plus longue que l'interne, arquée, atténuée et aiguë. Bord interne du tibia présentant un faisceau de crins noirs. Tarse large, d'$^1/_4$ plus long que large, arrondi, terminé en rostre atténué et tronqué, quatre fois plus court que l'article. Bulbe arrondi, présentant à son bord antérieur, du côté interne, un appendice testacé en forme de croissant[1] et entouré (sauf au bord antérieur) d'un fin stylus.

Patella + tibia I (= $1^{mm},8$) > IV > III > II.

[1] Vu du côté externe, cet appendice paraît conique, obtus et un peu détaché du bulbe.

Tibias I pourvus de 3-3 épines en dessous et de deux latérales antérieures; protarses I munis de 2-2 épines inférieures.

Longueur totale, 5^{mm}; longueur du céphalothorax, 2^{mm},6.

H a b i t a t: Avakubi (♂, type, VIII).

Cet *Hasarius* ne correspond à aucune des espèces décrites du genre, dont il diffère par le tibia des pattes-mâchoires muni de 2 apophyses.

Genre Tusitala Peckham 1902.

1. *Tusitala barbata* Peckham 1902.

T. barbata et *hirsuta*, *Monclova Braunii*. Peckham 1902, pp. 330-331; *T. barbata*, (?) *hirsuta* et *Braunsii*. Peckham 1903, pp. 243-245, pl. 28, fig. 1, 2, 3; *T. emertoni* et *barbata* subsp. *longipalpis*. de Lessert 1925[a], pp. 514, 517, fig. 98-104; *T. sansibarica*. Strand 1907-08, p. 219.

J'ai examiné une série de *Tusitala* ♂ et ♀ provenant de quatre localités différentes et j'ai pu constater de nombreuses formes de passage entre l'espèce que j'ai décrite et figurée sous le nom de *T. emertoni* et la sous-espèce *longipalpis* de *T. barbata*.

Cet examen m'a permis de constater que plusieurs caractères sont variables chez les ♂ de *Tusitala barbata*:

1°) la longueur du tibia des pattes-mâchoires, qui varie entre 0^{mm},6 et 1^{mm},3 et qui est tantôt deux fois plus long que large et plus court que le tarse, tantôt cinq fois plus long que large et plus long que le tarse.

2°) la forme de l'apophyse tibiale (acuminée ou légèrement taillée en biseau), la forme de l'appendice postérieur du bulbe, du crochet et de la dent postérieure des chélicères.

Je ne crois pas faire erreur en considérant *T. emertoni* comme une sous-espèce de *T. barbata* au même titre que la sous-espèce *longipalpis*. De même, *T. braunsi*, (?) *hirsuta* Peckham et *T. sansibarica* Strand paraissent être ou des synonymes ou des sous-espèces de *T. barbata* qui serait ainsi largement répandue en Afrique (Colonie du Cap, Afrique centrale).

♀: Longueur totale, 6^{mm},5; longueur du céphalothorax, 2^{mm},5.

♂: Longueur totale, 5^{mm} à 6^{mm},5; longueur du céphalothorax, 2^{mm},5 à 3^{mm},2.

H a b i t a t: Avakubi (♂♀, VIII), Faradje (♂♀, I), Medje (♂♀, VI) Poko (♂♀, VIII).

2. *Tusitala lutzi* n. sp.

(Fig. 33, 34 et 35.)

♂: Coloration très voisine de celle de *T. barbata* Peckham.

Céphalothorax brun-rouge, les yeux situés sur des taches noires. Région céphalique couverte en avant de pubescence rousse et blanche[1]. Pente postérieure du céphalothorax garnie de pubescence blanche. Cils et barbes blancs et roux. Chélicères brun-rouge, revêtues en avant, dans la moitié basale, de crins blancs dressés. Pièces buccales et sternum fauves. Pattes fauve-rougeâtre, teintées de

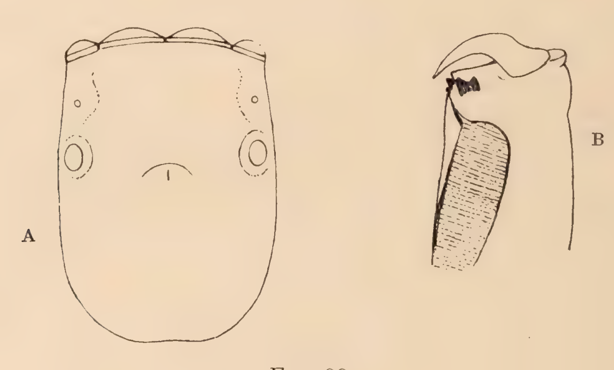


Fig. 33.

Tusitala lutzi n. sp. ♂.

A. = Céphalothorax vu par dessus.
B. = Chélicère gauche vue par dessous.

noirâtre, les tibias et les protarses annelés de noirâtre, les tarses rembrunis. Pubescence des pattes blanche. Abdomen testacé, ponctué de noirâtre, avec une zone médiane éclaircie, coupée en avant d'une tache longitudinale lancéolée noirâtre. Région ventrale testacée, ornée d'une bande noirâtre rétrécie en arrière. Filières supérieures et inférieures noires, les médianes testacées.

Céphalothorax (fig. 33 A) d'$^{1}/_{3}$ environ plus long que large, à bords latéraux parallèles, régulièrement arrondi en arrière, marqué, au niveau des yeux postérieurs, d'une petite strie médiane

[1] La pubescence du corps et des pattes est formée de poils simples.

et d'une dépression recurvée. Vue de profil, la région oculaire est à peine convexe et à peine inclinée en avant, la région thoracique convexe, assez brusquement inclinée en arrière (fig. 34).

Yeux antérieurs subcontigus, en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait par le centre des médians), les médians deux fois environ plus gros que les latéraux. Yeux de la 2me ligne quatre fois plus petits que les latéraux antérieurs, situés à égale distance environ de ces derniers et des postérieurs. Yeux postérieurs de même grandeur que les latéraux antérieurs, séparés des yeux de la 2me ligne par un intervalle égal à leur propre diamètre. Groupe oculaire d'$^1/_3$ plus large que long. à bords latéraux parallèles, atteignant en arrière les $^2/_5$ de la longueur du céphalothorax, presque aussi large en arrière que le céphalothorax [1].

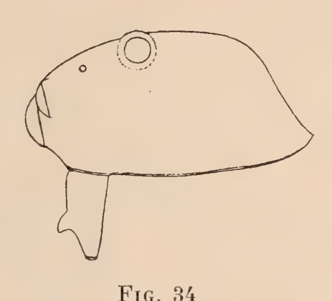


Fig. 34

Tusitala lutzi n. sp. ♂.
Céphalothorax vu de profil

Bandeau incliné en arrière, cinq fois plus court que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Lames-maxillaires allongées, anguleuses en avant du côté externe. Sternum presque deux fois aussi long que large.

Chélicères (fig. 33 B et 34) longues, étroites, verticales, parallèles, à bords latéraux parallèles; face antérieure creusée d'une dépression longitudinale interne, élargie de la base vers l'extrémité, limitée en dehors par une carène oblique; au bord externe, vers le milieu de la longueur, une dent obtuse, recourbée en bas, surtout visible de profil (fig. 34). Face postérieure (fig. 33 B) présentant une dépression longitudinale interne, finement striée en travers (organe stridulatoire). Marge antérieure munie de deux dents contiguës, dont l'externe la plus forte; marge postérieure pourvue d'une dent bifide assez éloignée de la base du crochet. Crochet normal.

Pattes-mâchoires (fig. 35) jaunes, revêtues de pubescence blanche. Tibia un peu plus court en dessus que la patella, élargi de la base vers l'extrémité, aussi large en avant que long, pourvu en avant,

[1] Chez *T. barbata*, le groupe oculaire est un peu plus large en arrière qu'en avant.

du côté externe, d'une apophyse aussi longue que l'article, dirigée obliquement en avant, un peu arquée et détachée du tarse, comprimée. Cette apophyse paraît, vue par dessous (fig. 35 B), subaiguë et, vue du côté externe (fig. 35 A), obliquement tronquée à l'extrémité. Bord interne du tibia garni de crins noirs. Tarse plus long que patella

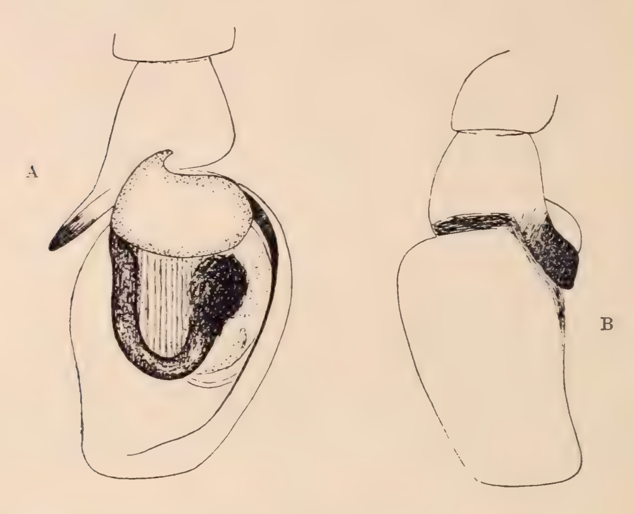


Fig. 35.

Tusitala lutzi n. sp. ♂.

A. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.
B. = Patte-mâchoire gauche vue par dessous

+ tibia, plus long que large, atténué et tronqué en avant. Bulbe présentant en avant un canal séminifère recourbé en ∩ et, en arrière, un appendice testacé, plus long que large, arrondi du côté interne, recourbé en arrière, du côté externe, en crochet subaigu. Stylus noir, long et fin, naissant à la base du bulbe, du côté interne, recourbé en avant le long du bord interne du tarse, atteignant presque l'extrémité du rostre, qui est trois fois plus court que le tarse.

Tibias I des pattes munis de 3-3 épines en dessous et de deux épines latérales de chaque côté; protarses I pourvus de 2-2 épines inférieures et de deux épines latérales de chaque côté. Protarses IV armés de trois verticilles d'épines.

Patella + tibia I (= 2^{mm},2) > IV = III > II.

Longueur totale, 5mm; longueur du céphalothorax, 2mm,9; largeur du céphalothorax, 2mm.

Habitat: Avakubi (1 ♂, type, VIII).

Cette nouvelle espèce se distingue nettement de *T. barbata* par ses chélicères dentées en avant, l'absence de crins incurvés sur la moitié inférieure des chélicères, la forme des pattes-mâchoires.

Genre Schenkelia n. gen.

Céphalothorax d'$^1/_4$ plus long que large, à bords régulièrement arqués, présentant un faisceau de crins sous les yeux de la 2me ligne. Vu de profil, le céphalothorax est peu élevé, très légèrement convexe en dessus, avec la pente postérieure plane. Yeux postérieurs situés sur des saillies peu élevées.

Yeux antérieurs subconnivents, disposés en ligne fortement recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait dans la moitié supérieure des médians, une ligne tangente au bord supérieur des yeux antérieurs serait recurvée), les médians deux fois plus gros que les latéraux. Yeux de la 2me ligne trois fois plus petits que les latéraux, situés presque à égale distance de ceux-ci et des yeux postérieurs. Yeux de la 3me ligne de même grosseur que les latéraux antérieurs, séparés des postérieurs par un intervalle plus grand que leur diamètre. Groupe oculaire d'$^1/_3$ plus large que long, à bords parallèles, n'atteignant pas la moitié de la longueur du céphalothorax, plus étroit que ce dernier en arrière.

Bandeau incliné en arrière, très réduit, sept fois plus court que le diamètre des yeux antérieurs.

Chélicères verticales, parallèles; marge antérieure munie de deux dents contiguës dont l'antérieure la plus grosse, la marge postérieure d'une dent bifide (fig. 36 C) dont la branche externe est plus courte que l'interne (surtout chez le ♂ où elle est très réduite).

Labium aussi long que large, dépassant en avant le milieu des lames-maxillaires.

Lames-maxillaires (fig. 36 B) régulièrement élargies et arrondies en avant chez la ♀, un peu anguleuses en avant, du côté externe, chez le ♂ (fig. 36 D).

Sternum (fig. 36 B) d'$^1/_3$ plus long que large, tronqué droit en

avant, obtusément triangulaire en arrière, les hanches I séparées par un intervalle égal à leur largeur et à celle du labium.

Tibias I munis de 3-3 épines inférieures et de deux antérieures.

Protarses I pourvus de 2-2 épines en dessous, sans épines latérales. Protarses IV présentant trois verticilles d'épines.

D'après le tableau de Simon 1892-1903, Vol. 2, p. 756, le genre *Schenkelia* rentre dans le groupe des *Hasariae*, mais ne correspond à aucun des genres décrits.

1. *Schenkelia modesta* n. sp.

(Fig. 36 et 37.)

♀: Céphalothorax brun-noir, éclairci en arrière de la strie thoracique, couvert de pubescence blanche et rousse mêlée[1]; la pubescence blanche domine sur le groupe oculaire et se prolonge en se rétrécissant sur la région thoracique. De chaque côté, la moitié postérieure du céphalothorax présente une bande marginale de pubescence blanche. Cils et barbes blancs. Chélicères brun-rouge; pièces buccales et sternum brun-noir ou testacés, teintés de noirâtre. Pattes-mâchoires et pattes fauves, annelées de noirâtre, revêtues de poils blancs et roux. Abdomen brun-noir, moucheté de gris, divisé par une assez large bande longitudinale gris-blanc, tachetée de brun-noir, présentant deux dilatations anguleuses et ornée de deux chevrons indistincts en arrière (fig. 36 A). Cette bande, qui n'atteint pas l'extrémité postérieure de l'abdomen, est couverte de pubescence blanche et rousse. Flancs gris, tachés et rayés de brun-noir. Région ventrale grise, couverte de pubescence blanche, ornée d'une bande noirâtre, atténuée en arrière.

Yeux, chélicères, sternum, épines des pattes voir caractères génériques.

Pattes I à peine plus robustes que les suivantes.

Patella + tibia IV $>$ I $=$ III $>$ II.

Epigyne (fig. 37 B) formant une plaque fauve-rouge arrondie, à peine plus large que longue, ornée de deux taches brun-rouge arrondies, accolées (réceptacles séminaux), précédées en avant de deux dépressions noires plus écartées.

[1] La pubescence est formée de poils lancéolés étroits.

Longueur totale, 7mm à 7mm,5; longueur du céphalothorax, 3mm,5.

♂: Coloration comme chez la ♀, avec les parties couvertes de pubescence blanche plus nettes, tranchant sur un fond plus foncé. Cils blancs et roux.

Patella + tibia I > II > IV > III.

Patella + tibia I de même longueur environ que le céphalothorax.

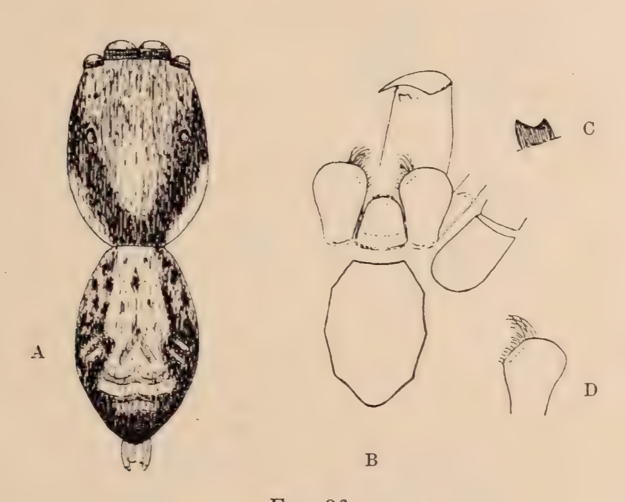


Fig. 36.

Schenkelia modesta n. sp.

A. = ♀. Corps vu par dessus.
B. = ♀. Chélicères, pièces buccales et sternum vus par dessous.
C. = ♀. Dent de la marge postérieure des chélicères.
D. = ♂. Lame-maxillaire.

Pattes-mâchoires (fig. 37 A, C, D) fauve-rouge, couvertes de crins blancs. Tibia de même longueur environ que la patella et environ aussi long que large, présentant en avant, du côté externe, deux apophyses dont l'antérieure (interne) est brun-rouge, courte, arrondie en avant, la postérieure (externe) est noire, spiniforme, sinueuse et dirigée obliquement en avant (fig. 37 D)[1]. Tarse plus de deux fois plus long que le tibia et d'1/4 plus long que large, assez fortement atténué en avant en rostre un peu plus court que le

[1] Cette apophyse est cachée en dessous par les longs crins qui ornent la face inférieure du tibia.

bulbe et obtusément terminé. Bulbe subarrondi, prolongé en avant en processus noir (stylus) recourbé du côté externe, atténué et aigu, en forme de bec d'oiseau. Le bulbe est prolongé en arrière en petit appendice arrondi, débordant un peu sous le tibia.

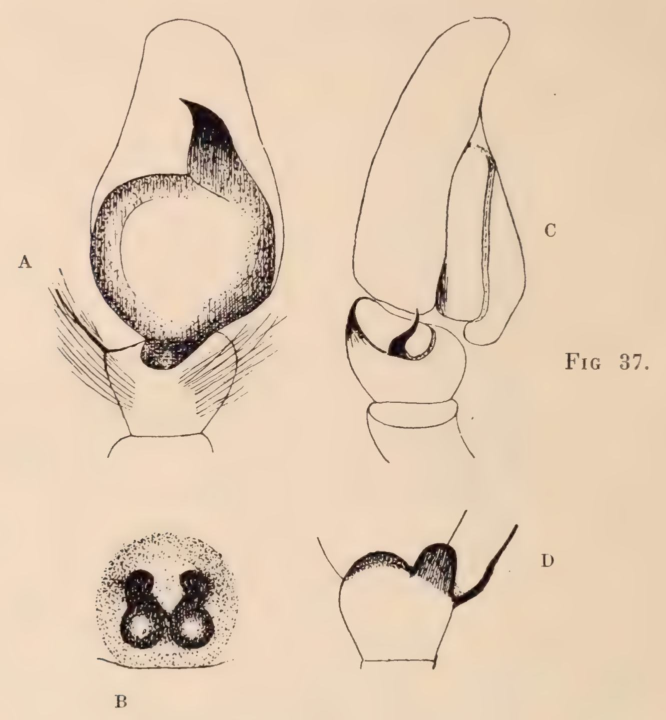


FIG 37.

Schenkelia modesta n. sp.

A. = ♂. Patte-mâchoire droite vue par dessous.
B. = ♀. Epigyne.
C. = ♂. Patte-mâchoire droite vue du côté externe.
D. = ♂. Tibia de la patte-mâchoire droite vu par dessus.

Longueur totale, 6^{mm} à 7^{mm}; longueur du céphalothorax, 3^{mm} à $3^{mm},5$.

Habitat : Medje (♂♀, types, VI), Poko, (II), Stanleyville (VIII).

S. modesta offre une certaine ressemblance avec *Mendoza carlini* Peckham 1903[1] (Unidentati).

[1] Cf. PECKHAM 1903, p. 204, pl. 23, fig. 6.

Genre Simaetha Thorell 1887.

1. *Simaetha* (?) *castanea* n. sp.

(Fig. 38 et 39.)

♀: Céphalothorax, chélicères, pièces buccales, sternum, pattes-mâchoires brun-châtain foncé. Pattes brun-châtain foncé, avec les pattes II à IV éclaircies. Abdomen brun-noirâtre, orné en dessus de lignes longitudinales effacées formées de points testacés, de deux séries longitudinales d'impressions sigilliformes brunes divergeant un peu en arrière, suivies en arrière de quelques chevrons testacés, indistincts. Région ventrale coupée d'une bande noirâtre. Pubescence formée de poils simples blancs et de poils subsquamiformes à reflets dorés. Abdomen orné d'une bande marginale antérieure de poils subsquamiformes blancs. Cils fauves; barbes blanches.

Céphalothorax (fig. 38 A) à peine plus long que large, atténué en avant et en arrière avec les angles arrondis, à bords latéraux presque parallèles, peu élevé, aplani et chagriné en dessus [1].

Yeux antérieurs en ligne recurvée (une ligne tangente à la base des latéraux passerait par le centre des médians), les médians presque deux fois plus gros que les latéraux, subcontigus, séparés des latéraux par un intervalle deux fois plus petit que le diamètre de ces derniers. Yeux de la 2me ligne trois fois plus petits que les latéraux antérieurs, trois fois plus rapprochés des antérieurs que des postérieurs, séparés des latéraux antérieurs par un intervalle égal au diamètre de ces derniers. Groupe oculaire presque deux fois plus large en arrière que long, d'$^{1}/_{5}$ plus étroit en avant qu'en arrière, dépassant à peine en arrière le milieu du céphalothorax, presque aussi large que le céphalothorax en arrière. Yeux postérieurs un peu plus petits que les latéraux antérieurs.

Bandeau (fig. 38 D) vertical, très réduit, cinq fois plus court environ que le diamètre des yeux médians antérieurs.

[1] Comme chez les *Pachyballus*, l'avance abdominale cache en partie la région postérieure du céphalothorax de sorte que ce dernier paraît un peu plus large que long (fig. 38A); de même, le groupe oculaire semble plus long qu'il ne l'est réellement.

Chélicères (fig. 38 C) aplanies et rugueuses en avant, leur bord externe formant une carène dentée. Marge postérieure des chélicères munie d'une carène tridentée, dont la dent médiane est la moins développée.

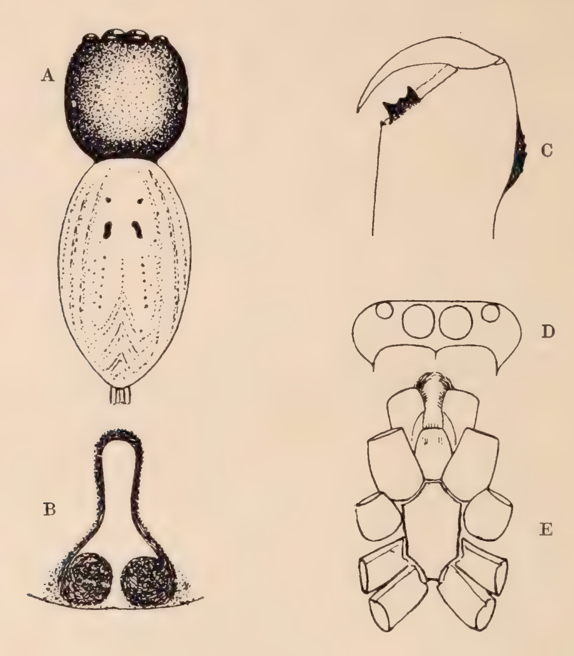


Fig. 38.

Simaetha (?) *castanea* n. sp. ♀.

A. = Corps vu par dessus.
B. = Epigyne.
C. = Chélicère gauche vue par dessous.
D. = Face antérieure du céphalothorax.
E. = Sternum et pièces buccales.

Labium plus long que large, caché en partie par les hanches I, dépassant le milieu des lames-maxillaires qui sont dilatées et tronquées presque à angle droit à l'extrémité du côté externe (fig. 38 E).

Sternum étroit (fig. 38 E), d'$^{1}/_{3}$ plus long que large.

Pattes dans l'ordre I > IV > II > III. Pattes I beaucoup plus longues et plus robustes que les suivantes, les hanches séparées par un intervalle trois fois plus étroit que leur diamètre et plus étroit que le labium, les fémurs comprimés et claviformes.

Tibias I aussi longs que les patellas et que les protarses + tarses.

Tibias I armés de 3-2 épines inférieures, dépourvus d'épines latérales. Protarses I présentant en dessous 2-2 longues épines couchées, sinueuses. Protarses II pourvus d'une épine inférieure. Pattes III et IV mutiques.

Abdomen ovale allongé, presque deux fois plus long que large, marqué de deux séries longitudinales un peu divergentes d'impressions sigilliformes.

Epigyne (fig. 38 B) creusé d'une dépression longitudinale fovéiforme testacée, bordée de brun, arrondie en avant, légèrement resserrée vers le milieu, élargie dans la moitié postérieure, où elle est presque entièrement occupée par deux réceptacles séminaux bruns, arrondis, très rapprochés.

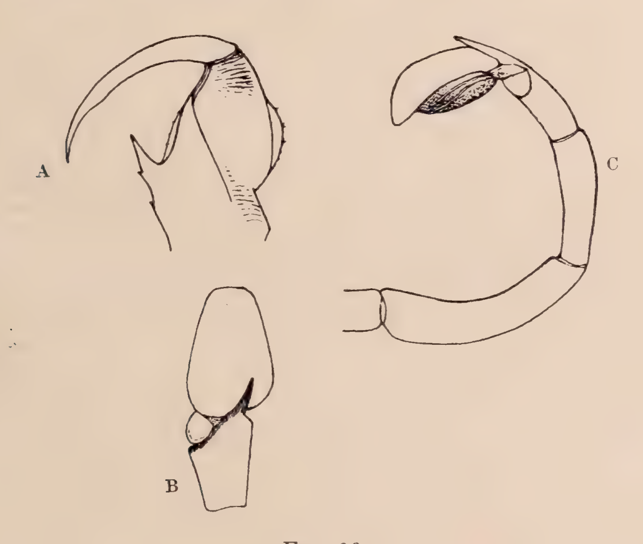


Fig. 39.

Simaetha (?) *castanea* n. sp. ♂.

A. = Chélicère gauche vue par dessous.
B. = Tibia et tarse de la patte-mâchoire gauche vus par dessus.
C. = Patte-mâchoire gauche vue du côté externe.

Longueur totale 5mm,5 à 6mm,5; longueur du céphalothorax, 2mm,5 à 3mm.

♂: Caractères comme chez la ♀, mais avec le céphalothorax aussi large que long, à bords latéraux un peu divergents en avant, les chélicères dirigées obliquement en avant, divergentes et surmontées

du côté externe d'une carène arquée et dentée. Marge inférieure carénée, pourvue à l'angle postérieur d'une dent grêle, conique, aiguë, armée d'un denticule oblique sur son bord interne (postérieur). Région inférieure des chélicères marquée d'un sillon longitudinal assez profond (fig. 39 A).

Faces antérieure et supérieure des fémurs I déprimés plans et lisses, séparées par une carène longitudinale. Fémurs, patellas et tibias frangés de crins noirs en dessous.

Patte-mâchoire (fig. 39 B, C) brun-rouge, grêle et longue, les tibia et tarse revêtus de longs poils noirs divergents. Fémur, patella et tibia arqués. Patella un peu déprimée, deux fois plus longue que le tibia; ce dernier article est deux fois plus long que haut; vu par dessus, il est obliquement tronqué, muni en avant, du côté interne, d'une apophyse noire et grêle, plus courte que l'article, dirigée obliquement en avant, légèrement bifide à l'extrémité. Tarse d'$^{1}/_{3}$ plus long que le tibia, subovale, obtusément tronqué en avant, présentant en arrière, du côté externe, une dilatation ovale, testacée, accolée à l'extrémité du tibia (fig. 39 B). Bulbe ovale, muni d'un stylus interne dirigé en avant, atteignant presque l'extrémité du tarse.

Abdomen recouvert en entier d'un scutum très finement chagriné.

Longueur totale, 5^{mm} à 6^{mm},5; longueur du céphalothorax, 2^{mm},5 à 3^{mm}.

Habitat: Faradje (♂♀, types, I), Medje (♀, VI), Vankerckhovenville (♀, IV).

S. castanea se rapporte au genre *Simaetha* par la plupart de ses caractères, mais s'en écarte, pour se rapprocher du genre *Stertinius* Simon 1890, auquel il fait passage, par la carène de la marge inférieure des chélicères tridentée chez la ♀, le nombre et la disposition des épines tibiales, l'écartement des yeux antérieurs.

S. castanea se différencie par contre du genre *Stertinius* par ses yeux antérieurs en ligne recurvée.

Les genres *Simaetha* et *Stertinius*, qui me sont inconnus en nature, ne comptaient jusqu'ici aucun représentant en Afrique.

Les *Simaetha* représentent, dans la série des Fissidentés, les *Peplometus* de la série des Pluridentés et les *Rhene* de la série des Unidentés.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1825. Audouin, V. *Explication sommaire des Planches d'Arachnides de l'Egypte et de la Syrie*, etc. Ex: *Description de l'Egypte*, etc. Histoire naturelle, Vol. 1, pp. 99-186, pl. 1-9. Paris, 4° avec atlas f° (1809).

1827. — *Id.*, 2me éd., Vol. 22, pp. 291-430. Paris, 8°.

1894. Bösenberg, W. und Lenz, H. *Ostafrikanische Spinnen, gesammelt von Herrn Dr. F. Stuhlmann in den Jahren 1888 und 1889.* Mitt. naturh. Mus. Hamburg (Beiheft Jahrb. Hamb. wiss. Anst.), Jhg. 12 (1895), pp. 25-51, pl. 1-2.

1876. Cambridge, O.-P. *Catalogue of a Collection of Spiders made in Egypt, with Descriptions of new Species and Characters of a new Genus.* Proc. zool. Soc. London, 1876, pp. 541-630, pl. 58-60.

1920. Dalmas (Cte de). *Liste d'Araignées de Boudroun en Asie-Mineure suivie d'une étude des espèces méditerranéennes du Genre Habrocestum.* Ann. Mus. civ. Genova, (3) Vol. 9 [49] (1920-22), pp. 57-69.

1873. Gerstaecker, A. *Arachnoidea.* Ex: *Baron Carl Claus von der Decken's Reisen in Ost-Afrika in den Jahren 1859-1865.* Wiss. Th., Bd., 3, Abt. 2, pp. 461-503, pl. 18. Leipzig und Heidelberg, 4°.

1878. Karsch, F. *Uebersicht der von ihm (Herrn W. Peters) in Mossambique gesammelten Arachniden.* Monatsber. k. Akad. Wiss. Berlin, 1878, pp. 314-338, pl. 1, 2.

1879. — *Westafrikanische Arachniden, gesammelt von Herrn Stabsarzt Dr. Falkenstein.* Zeitsch. ges. Naturw. (3), Bd. 4 (52), pp. 329-373, figg.

1915. Lessert (de), R. *Arachnides de l'Ouganda et de l'Afrique orientale allemande.* Ex: *Voyage du Dr J. Carl dans la région des Lacs de l'Afrique centrale.* Rev. suisse Zool., Vol. 23, pp. 1-89, pl. 1-3, 1 fig.

1915a. — *Araignées du Kilimandjaro et du Mérou*, I. *Oxyopidæ et Agelenidæ.* Ex: *Résultats scientifiques de la mission zoologique suédoise au Kilimandjaro, au Mérou, etc. (1905-1906), sous la direction du Prof. Dr Yngve Sjöstedt.* Rev. suisse Zool. Vol. 23, pp. 439-533, 60 fig.

1923. — *Araignées du Sud de l'Afrique.* Rev. suisse Zool., Vol. 30, pp. 161-212, 58 fig.

1925. — *Araignées du Sud de l'Afrique (suite).* Rev. suisse Zool., Vol. 32, pp. 323-365, 18 fig.

1925[a]. — *Araignées du Kilimandjaro, etc.*, V. *Salticidae.* Rev. suisse Zool., Vol. 31, pp. 429-528, 109 fig.

1926. — *Id.*, VI. *Lycosidae.* Rev. suisse Zool., Vol. 33, pp. 335-357, 13 fig.

1926[a]. — *Araneae.* Ex: *Zoological Results of the Swedish Expedition to Central Africa 1921. Insecta. 26. Abschluss und Zusammenfassung von Y. Sjöstedt.* Arkiv för Zoologi, Bd. 18 A, N° 24, p. 11.

1846. Lucas, H. *Histoire naturelle des animaux articulés. P. 1. Crustacés, Arachnides, Myriapodes et Hexapodes.* Ex: *Exploration scientifique de l'Algérie, etc.* Sciences physiques. Zool. I. 1 Vol. avec atlas, Paris, 4°.

1858. — *Arachnides.* Ex: *Voyage au Gabon, Histoire ntaurelle des Insectes et des Arachnides recueillis pendant un voyage fait au Gabon en 1856 et en 1857 par M. H. C. Deyrolle.* Arch. ent., Thomson, Vol. 2, pp. 380-436, pl. 12, 13.

1902. Peckham, G. and E. *Some new Genera and Species of Attidae from South Africa.* Psyche, a Journal of Entomology, Vol. 9 (1900-1902), N° 312 (1902), pp. 330-335.

1903. — *New Species of the Family Attidae from South Africa, with notes on the distribution of the Genera found in the Ethiopian Region.* Trans. Wisconsin Acad. Sc., Vol. 14 (1902-04), pp. 173-278, pl. 19 à 29.

1898. Pocock, R. I. *On the Arachnida taken in the Transvaal and in Nyasaland by Mr. W. L. Distant and Dr. Percy Rendall.* Ann. Mag. nat. Hist. (7), Vol. 1, pp. 308-321, fig. 1-3.

1903. — *Arachnida.* Ex: Forbes, H. O. *The natural History of Sokotra and Abd-el-Kuri*, pp. 175-208, pl. 14-16 et figg. London, 4°.

1903. Purcell, W. F. *New South African Spiders of the Families Migidae, Ctenizidae, Barychelidae, Dipluridae and Lycosidae.* Ann. South African Museum, Vol. 3, P. 4, pp. 69-142, pl. 8 et figg.

1876. Simon, E. *Les Arachnides de France*, Vol. 3.

1877. — *Etude sur les Arachnides du Congo (suite).* Bull. Soc. zool. France, Vol. 2, pp. 482-485.

1885. — *Etudes arachnologiques*, 18e mém. XXVI. *Matériaux pour servir à la faune des Arachnides du Sénégal.* Appendice: *Descriptions de plusieurs espèces africaines nouvelles.* Ann. Soc. ent. France, (6) Vol. 5 (1886), pp. 345-396.

1887. — *Etudes arachnologiques*, 19e mém. XXVII. *Arachnides recueillis à Assinie (Afrique occidentale) par MM. M. Chaper et C. Alluaud.* Ann. Soc. ent. France, (6), Vol. 7, pp. 261-276.

1890. — *Etudes arachnologiques*, 22e mém. XXXIV. *Etude sur les Arachnides de l'Yemen.* Ann. Soc. ent. France, (6), Vol. 10, pp. 77-124.

1892-1903. — *Histoire naturelle des Araignées.* 2e éd. Paris, 8o (Vol. 1, 1892-1895; Vol. 2, 1897-1903).

1902. — *Etudes arachnologiques*, 32e mém. LI. *Descriptions d'espèces nouvelles de la famille des Salticidae (suite).* Ann. Soc. ent. France, Vol. 71, pp. 389-421.

1909. — *Arachnides recueillis par L. Fea sur la côte occidentale d'Afrique* (P. 2). Ann. Mus. civ. Genova, (3) Vol. 4 [44] (1908-10), pp. 335-449, figg.

1906. Strand, E. *Tropisch-afrikanische Spinnen des Kgl. Naturalien-Kabinetts in Stuttgart.* Jahresh. Ver. Naturk. Württemberg, Jhg. 62, pp. 13-103, 3 fig.

1907. — *Nordafrikanische, hauptsächlich von Carlo Freiherr von Erlanger gesammelte Lycosiden.* Arch. Naturg., Jhg. 73, Bd. 1, Hft. 3, pp. 291-376, pl. 8.

1907-1908. — *Beiträge zur Spinnenfauna Madagaskars.* Nyt. Mag. Naturv., Bd. 46, pp. 1-227. (Bd. 46: Heft 1, pp. 1-96. 1907; Heft 2, pp. 97-227. 1908).

1908. — *Verzeichnis der von Oscar Neumann in Süd-Aethiopien gesammelten Spinnen.* Arch. Naturg., Jhg. 74, Bd. 1, Hft. 1, pp. 13-66, pl. 2, fig. 1-27.

1908a. — *Nordafrikanische, hauptsächlich von Carlo Freiherr von Erlanger gesammelte Oxyopiden und Salticiden. (Fortsetzung).* Societas entomologica, Jhg. 23 (1908-1909), pp. 49-51, 59-60, 69-70, 76-77, 84-86, 90-92, 110-111, 117.

1909. — *Nordafrikanische, hauptsächlich von Carlo Freiherr von Erlanger gesammelte Oxyopiden und Salticiden. (Fortsetzung).* Societas entomologica, Jhg. 24 (1909-1910), pp. 4-6, 12-14, 21-22,36-38, 44-46, 53-54, 62, 68-69, 74-76, 83-85, 90-91.

1913. — *Arachnida.* I. Ex: *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908, unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg*, Bd. IV, Zoologie II, Lief. 11, pp. 325-474. Leipzig, 8o.

1899. — Thorell, T. *Araneae Camerunenses (Africae occidentalis), quas anno 1891 collegerunt Cel. Dr. Y. Sjöstedt aliique et enumeravit T. Thorell.* Bihang till K. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 25, Afd. IV, No 1, pp. 1-105.

Vol. 34, nº 18. — Décembre 1927.

Etude de la périodicité de croissance d'après les plans isodynamiques des os

par

W. CLERC

Dr ès-Sciences
Sverdlovsk (Ekatherinbourg).

Avec 16 figures dans le texte.

La méthode que je soumets à la critique des zoologistes fut énoncée pour le première fois en 1916 uniquement au point de vue de la définition de l'âge chez les Poissons (1916 *a*). Peu après, j'en ai donné une interprétation théorique (1916 *b*). Le même thème, considéré sous d'autres points de vue, fut le sujet de mes communications au premier et au deuxième Congrès des zoologistes russes (1923, 1924).

Sous le nom de "méthode des coupes transversales d'os massifs" ma méthode a été adoptée en Russie, plus spécialement pour l'étude des *Acipenseridae*. Comme elle peut être appliquée avec succès à l'étude de la périodicité de croissance chez tous les Vertébrés en général, je crois utile de la mettre à la portée de tous ceux qui s'intéressent à cette question.

La structure des os au point de vue de l'analyse de la croissance, a été étudiée presque exclusivement chez les Poissons; c'est pourquoi je m'adresserai principalement à ce groupe au cours de mes démonstrations.

Depuis longtemps les ichtyologues s'occupent de la détermination de l'âge des Poissons, ceci dans un but pratique. Ces derniers utilisent des procédés applicables en gros tout en apportant des résultats approximatifs. Il en résulte que le défaut général des méthodes usitées en ichtyologie pratique est de ne pas satisfaire

aux exigences d'exactitude nécessaires pour des recherches qui nous intéressent.

Les imperfections de ces méthodes m'ayant poussé à l'élaboration d'un nouveau procédé d'étude, j'exposerai brièvement la critique de celles-ci.

L'âge du Poisson est ordinairement déterminé par l'étude de l'écaille, des os plats, des vertèbres, ou des otolithes; plus récemment, on utilisa en Russie la méthode que nous exposons.

L'étude de l'écaille se réduit à l'examen des zones vues par transparence, des stries concentriques de la surface; ou, enfin, de l'un et l'autre simultanément.

La densité relative de la répartition des zones claires, des stries, et surtout les infractions à la régularité de leur répartition, sont considérées comme coïncidant avec des variations dans la vitesse de croissance. Il est admis que les zones plus claires correspondent à un ralentissement de croissance occasionné soit par l'hivernage, soit par la maturation des produits sexuels.

Si personnelle que puisse être l'évaluation de ces « couches annuelles », les résultats obtenus sont utilisables dans l'ichtyologie pratique, à condition que les Poissons étudiés appartiennent à des troupes d'individus réunis, soit pour le frai, soit pour d'autres migrations. Ces troupes étant, pour des raisons écologiques, homogènes quant à leur âge et à leur race, malgré les erreurs de calcul une comparaison sommaire est possible. Pour des recherches d'ordre scientifique, comme, par exemple, l'étude de différentes phases de la croissance, l'analyse de l'écaille donne, à elle seule, des résultats peu probants.

Les observateurs ne discernent pas toujours nettement la limite des zones claires. Souvent les striations n'ont pas d'irrégularités bien marquées, et cela justement dans les régions de l'écaille où ces deux indications peuvent être juxtaposées : voici donc une source d'erreur possible.

L'absence de précision dans les données fournies par l'écaille provient aussi de la structure. L'écaille se compose de lamelles imbriquées de substance osteoïde ; chaque écaille ayant la forme d'un cône plus ou moins haut. La croissance de l'écaille est sensiblement unilatérale. Ainsi l'écaille prise sur un Poisson, même vivant, ne peut pas donner un tableau bien net de la croissance. Mais il est rare que l'on puisse opérer avec de l'écaille absolument fraîche.

L'écaille est composée de couches très minces qui sont loin d'être homogènes, puisque les réactifs (par exemple le bleu de méthyle) les colorent d'une manière différente.

C'est pour cette raison que les diverses couches de chaque écaille se comportent différemment pendant la dessication. Il s'en suit une dislocation des couches qui modifie complètement les propriétés optiques de l'écaille.

L'écaille étudiée d'après le procédé usuel peut donc servir, quand il s'agit de recherches spéciales sur la périodicité de croissance, tout au plus à un triage sommaire.

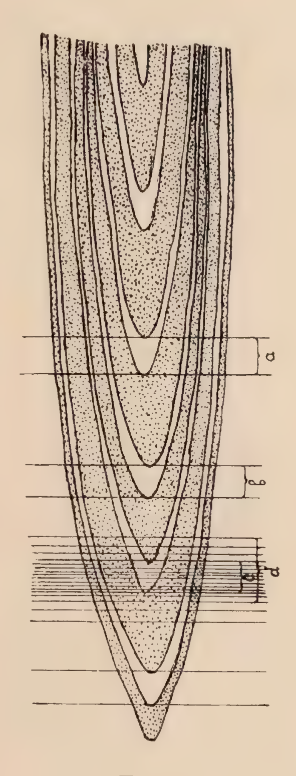


Fig. 1.

Schéma des dépôts périostaux uniformes d'un os plat de Poisson.

a, *b*, *c* = limites réelles des zones claires; *d* = largeur apparente d'une zone.

Bien des travaux concernant le groupement des Poissons d'après leur âge, se basent sur l'analyse des os plats. J'ai donné, en 1916, une critique assez détaillée de cette méthode (1916*a*). Mes recherches postérieures ont confirmé mes conclusions d'alors. Les objections faites au sujet de l'écaille s'appliquent également aux os plats. Il en résulte que les propriétés optiques sur lesquelles se base l'analyse des couches annuelles dépendent grandement du mode de fixation et de conservation de l'os. Les os plats ont de plus l'inconvénient d'être sujets à une résorption de la substance osseuse aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur.

Sur les trois figures représentées ci-dessous nous voyons les cas les plus fréquents de la répartition des couches dans les os plats.

La fig. 1 représente un cas assez rare où les couches périostales sont d'égale épaisseur sur les deux faces de l'os. Les rayons de lumière forment sur le bord des couches transparentes (*a*, *b*) des raies claires dont la largeur permet d'évaluer l'épaisseur relative des couches en question.

La fig. 2 représente un cas bien plus fréquent. Les couches sont plus minces sur la surface inférieure que sur la surface supérieure de l'os plat. Il est évident que le faisceau de rayons lumineux donnera, en traversant la courbure des couches claires — courbure qui est ici plus compliquée, — une image (*a-b*; *c-d*) moins nette que dans le cas précédent.

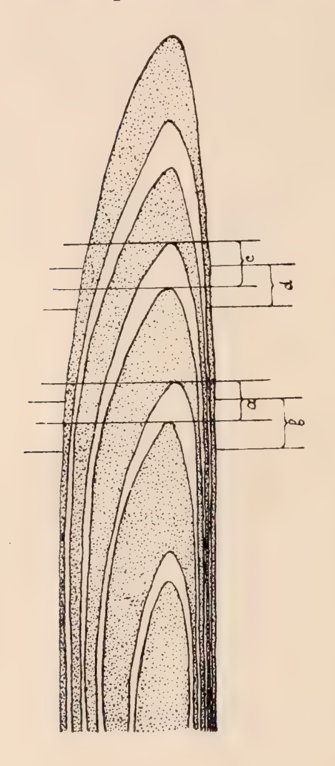


Fig. 2.

Dépôts d'épaisseurs inégales sur la face supérieure et inférieure d'un os plat de Poisson (schéma).

Chaque zone, que l'on considère comme étant le dépôt d'une année entière, est composée d'un certain nombre de couches plus minces. Lors de la dessication ou de la déshydratation, ces couches se déformant inégalement, on comprend facilement que l'os éclairé en lumière directe ou transmise, donnera lieu à des appréciations très contradictoires. Une analyse sérieuse devient impossible dans ces conditions.

La fig. 3 représente un déplacement apparent de la substance osseuse vers le bord massif de l'os plat. A la courbure mentionnée plus haut s'ajoute sur la surface inférieure une seconde courbure qui est suivie d'un si brusque amincissement des couches qu'elles paraissent interrompues. Très souvent on observe simultanément une résorption superficielle. Il est clair que le tableau que nous offrira l'os dans ces conditions ne correspondra pas au groupement réel des dépôts du périoste.

La résorption interne joue également un rôle dans l'analyse des os plats, car elle envahit des séries entières de couches annuelles, ceci surtout chez les Poissons âgés.

Le relief des faces des os plats est souvent très accidenté. Dans ce cas, l'accroissement périostal qui se conforme au relief, donne, vu par transparence, un tableau fort compliqué. Pour peu qu'une résorption interne, même insignifiante, ait lieu, l'analyse de l'os devient complètement impossible.

La lecture de l'âge des Poissons d'après les vertèbres rend souvent les observateurs très perplexes. Il arrive que des personnes très expérimentées tirent des conclusions toutes différentes de l'analyse du même matériel.

Bien des causes concourent à cette incertitude. D'une manière générale, les dépôts ne sont bien visibles que s'ils atteignent une certaine épaisseur. Or, dans les vertèbres, ces dépôts sont très inégaux. Sur la surface amphicœle, les dépôts sont si insignifiants que les couches deviennent indistinctes. Quoique l'épaisseur des dépôts soit suffisante, dans la direction radiale, la forte courbure des couches gène l'examen, car le tableau qu'elles présentent varie avec les changements de l'éclairage.

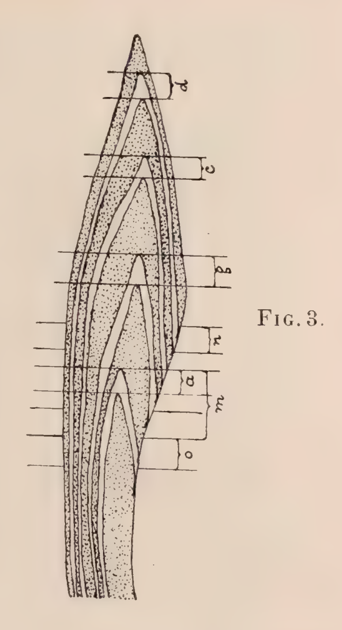


Fig. 3.

Double courbure des couches dans un os plat.

(Schéma.) a, b, c, d = largeur réelle des zones claires; a, n = zone claire d'apparence complexe; m = zone claire d'apparence complexe.

La présence, à la périphérie de la vertèbre, d'une grande quantité de fortes fibres collagènes, concourt à rendre peu nettes les limites des différentes couches.

Lors de la dessication, les couches minces étant hétérogènes se disloquent au niveau des courbures, ces dislocations en se prolongeant sur la surface amphicoele se manifestent par des fissures béantes.

La résorption interne, très intense dans les vertèbres, envahit les dépôts périostaux à différents degrés, ce qui rend l'analyse de la croissance encore moins certaine.

Les fig. 4, 5, 6 font voir la disposition des dépôts périostaux[1].

On détermine quelquefois l'âge des Poissons d'après les couches concentriques des otolithes. Cette méthode, malgré sa grande

[1] Les microphotographies 4, 5, 6, 7, 8, 12, 13, 15 et 16 représentent des coupes obtenues par polissage au moyen de poudre fine de pierre ponce et d'une huile minérale.

valeur, est moins répandue qu'elle ne le mérite. Cela tient probablement au fait que les études théoriques sur la croissance des Poissons sont de date relativement récente. Quant à l'utilisation des otolithes pour l'ichtyologie pratique, les difficultés très réelles de leur extraction chez les Poissons de petite taille, leur exiguïté chez ces derniers, jointe à la difficulté de l'emploi du microtome,



Fig. 4.

Vertèbre du Carassin, coupe transversale.

s'y opposent. Ces objections subsistent, d'ailleurs, quand il s'agit des recherches qui nous intéressent.

J'ai pu constater les imperfections de ces diverses méthodes en étudiant, chez les Poissons, des phases d'une durée moindre que le cycle annuel, ou, au contraire, des périodes d'une série d'années.

L'ichtyologie a trop simplifié le problème de la croissance en admettant que celle-ci coïncide complètement avec les change-

ments de saisons. C'était exagérer l'influence du milieu, du climat et d'autres causes externes, tandis qu'en réalité le processus de croissance est un phénomène complexe qui dépend surtout de causes internes et se répercute jusque dans la structure intime de l'os. Il est vrai que certains auteurs indiquent la présence de couches correspondant aux périodes de frai, mais, dans ce cas encore, il y a tendance à simplifier la question.

Il a donc fallu mettre de côté les méthodes créées pour les besoins de l'ichtyologie pratique, et recourir à d'autres procédés permettant de faire une analyse histologique plus complète des os.

Les histologistes ont, en général, peu étudié les os du point de vue qui nous intéresse. Aussi, ne trouvons-nous dans la littérature de cette question que des données éparses.



Fig. 5.

Partie d'une coupe radiale d'une vertèbre de Carassin.

C'est chez Loviaguine (1915) que j'ai trouvé des données répondant le mieux au point de vue qui nous intéresse. Loviaguine indique qu'il a constaté dans une partie du fémur humain des traces de dépôt des principales lamelles externes, traces qui avaient persisté jusqu'à l'âge de 30 ans.

Gebhardt (1900-05) a trouvé dans le squelette de nombreuses espèces de Mammifères, des régions osseuses montrant des séries de lamelles basales bien distinctes, aussi bien internes qu'externes. Chez ce même auteur, j'ai trouvé des indications précieuses qui m'ont conduit à la découverte d'une méthode pratique de lecture des phases de croissance. Gebhardt indique la présence dans les os, de régions où la superposition de lamelles externes est bien nette, cela même chez

des animaux dont les os sont très spécialisés dans leur structure et leurs fonctions mécaniques (le Phoque, la Baleine, la Musaraigne, le Fourmilier, etc.). C'est en vérifiant la remarque de GEBHARDT sur des os de différents animaux, plus spécialement sur une espèce de Tatou, sur la Taupe, et, enfin, sur l'Homme, que je fus amené à mon idée de l'utilisation des plans isodynamiques.



FIG. 6.

Dernière vertèbre du Carassin, coupe frontale.

Déjà EBNER (1875), et avant lui d'autres auteurs, ont observé l'influence des causes mécaniques sur la formation et la structure de l'os. Des expériences directes furent entreprises pour éclairer la portée de cette influence (par exemple l'extirpation des membres antérieurs chez des chiens nouveau-nés, etc.). On a recouru dans le même but à l'analyse des propriétés optiques de l'os examiné à la lumière polarisée, sans parler d'autres méthodes. Toutes ces recher-

ches nous permettent de se faire une idée assez nette sur la dynamique de la croissance des os.

Différents auteurs prêtent une grande attention à la structure des os tubulaires nommée os concentriques « *in toto* ». On comprend sous ce terme le parallélisme des systèmes longitudinaux de Hawers, la disposition concentrique de ces systèmes et de leurs ramifications. Gebhardt constate le fait suivant: le maximum de systèmes de Hawers longitudinaux et parallèles se trouve loin des points de fixation des grands tendons, la régularité de la disposition de ces systèmes est, d'autre part, influencée par les fonctions mécaniques de l'os. Mais ni Gebhardt ni les auteurs plus récents n'ont su indiquer que cette disposition concentrique est en relation directe avec la croissance périostale de l'os.

J'ai soutenu au premier Congrès des zoologistes russes (1923), et antérieurement à Kazan (1916 *b*), que les os des Mammifères y compris l'homme, malgré toute la complexité de la reconstruction interne dont ils deviennent le siège en avançant en âge, s'accroissent suivant une modalité identique à celle des Poissons et des Amphibiens. La complexité du processus de reconstruction jointe au peu d'intérêt qu'on a prêté à cette question ont seuls empêché jusqu'ici, de constater la signification réelle des lamelles basales externes, c'est-à-dire leur homologie avec les dépôts périostaux continus des Poissons et des Amphibiens.

La structure concentrique *in toto* provient, d'après ce que j'en peux juger par l'analyse des os humains, du fait que les voies de pénétration et de formation des canaux de Hawers sont dirigées suivant la ligne de moindre résistance. Celle-ci dépend de l'alternance de couches périostales de différentes densités à l'intérieur des os. Dans les régions où le processus de reconstruction est intense, les couches de lamelles basales ne se conservent que par place comme nous l'enseignent, d'ailleurs, les manuels d'histologie.

Avec l'âge, le processus de reconstruction peut avancer, au point que toute trace de couches périostales disparaît; la structure concentrique des os peut, cependant, persister.

Etant arrivés à la conclusion que les dépôts périostaux sont homologues dans les différents groupes de Vertébrés (des Poissons jusqu'à l'Homme); nous devons en déduire que là où les phénomènes de résorption et de remplacement ont épargné par place ces dépôts, nous possédons des données sûres pour l'analyse de la périodi-

cité de croissance. Si les couches périostales ne sont conservées que partiellement, il faut chercher dans le même os, ou bien dans d'autres os du même animal, des régions dont les dépôts sont synchrones, ceci tant en vue d'un contrôle que pour la reconstitution de la succession des couches.

La persistance dans la régularité de la structure concentrique *in toto*, indique que la direction générale des forces mécaniques change peu pour une région donnée d'un os durant la vie de l'animal. C'est à proximité de ces régions que l'on réussit d'ordinaire à trouver des séries plus ou moins continues de couches périostales.

La recherche d'endroits convenant à notre but présente certaines difficultés chez les Mammifères de grande taille, à cause de la complexité de la structure histologique de leurs os. Pour établir le synchronisme de grandes périodes de croissance, il faut parfois comparer entre elles non seulement des séries de lamelles osseuses apposées à la surface, mais aussi celles qui se trouvent à l'intérieur des cavités dues à une résorption antérieure.

Chez les Amphibiens et les Poissons, le processus de reconstruction est minime, c'est pourquoi tant qu'il s'agit d'élaborer une méthode d'étude de la périodicité de croissance, nous nous adressons de préférence à ces groupes de Vertébrés.

L'étude de la structure de l'os de nombreuses espèces de Poissons m'a convaincu que certains détails de celle-ci sont peu importants pour notre problème, telles sont l'absence ou la présence des corpuscules osseux, des systèmes de canaux osseux, etc. Nous observons chez des Poissons du même genre une grande variété dans les détails de la structure histologique de leurs os, tandis que le processus de l'apposition périostale suit son cours sans être influencé par les phénomènes causant cette différenciation. On peut parfaitement appliquer aux os de Poissons et d'autres Vertébrés le point de vue du professeur Zawarsin (1924) qui a si nettement exposé la théorie moderne sur le parallélisme de la structure morphogénétique adaptée aux éléments histologiques.

Pour l'élaboration de la méthode de l'étude de la croissance, la conception générale des processus morphogénétiques doit avoir un rôle décisif.

Quoique je sois loin de nier l'importance des actions mécaniques dans le processus de la croissance des os, puisque ma méthode porte le nom de « plans isodynamiques », j'ose affirmer que l'influence

des agents externes n'est pas prépondérante dans le processus de la croissance de l'os. Ce rôle est dû à des causes plus profondes, telles que les particularités du plasma propres à une espèce donnée, l'autocatalyse dans la croissance et, en général, l'équilibre biochimique encore peu étudié. Comme la croissance dépend surtout de ces causes, il arrive que son intensité ne correspond pas au rôle mécanique effectif de l'os : un os très massif peut avoir des fonctions insignifiantes.

Les os ne sont pas l'unique exemple dans le règne animal, d'organes qui, au cours de l'évolution, acquièrent dans certains cas une grande massivité. Les paléontologistes indiquent maints exemples d'organes qui, étant devenus non seulement « inutiles » mais même « nuisibles », ont pu, pensent-ils, amener l'extinction de l'espèce (les coquilles de Mollusques, certaines formations chitineuses des Arthropodes, etc.).

Puisque les fonctions mécaniques jouent un grand rôle dans le processus de la reconstruction interne de l'os, il s'en suit que la périodicité de croissance sera visible surtout dans les os, ou dans les régions de ceux-ci, qui sont peu soumis à leur influence. L'os idéal pour notre étude serait celui qui, tout en étant massif ne subirait pas d'action tant soit peu intense de muscles ou de ligaments, et qui n'aurait pas à supporter le poids du corps. Chez les animaux aquatiques, ce dernier rôle est insignifiant; voici, peut-être, la raison d'une uniformité relative dans la structure intime de leurs os.

Les otolithes s'approchent de l'idéal, car la direction de leurs plans de croissance dépend seulement, en dehors des causes biochimiques, des forces qui se développent lors des mouvements de la tête.

Inversément, les os les moins propices à notre étude seront ceux qui, tout en étant pauvres en substance osseuse, ont d'importantes fonctions mécaniques.

Les plans convenables pour l'étude de la périodicité de croissance seront donc ceux où la direction et l'intensité relatives des forces se maintiennent sans — ou presque sans — changements durant toute la vie de l'animal. Nous les dénommons pour cette raison: *plans isodynamiques.*

Dans la conception des plans isodynamiques, nous comprenons non seulement l'influence des causes biochimiques, mais aussi

l'influence des forces mécaniques prises au sens strict de ce mot, telles: la pression sur l'os, la tension dans les courbures, la tension due à la rotation, le poids propre de l'os et les résultantes du déplacement de l'os dans l'espace.

Voici pour illustrer notre théorie quelques exemples concrets d'os, ou de régions d'os, convenant pour notre but. Je m'arrêterai principalement aux Poissons, car ce n'est que dans ce groupe que l'on a tenté une application étendue de cette méthode.

Certains rayons des nageoires dorsale et caudale des Cyprinidés sont très démonstratifs. Les fig. 7 et 8 représentent une coupe du



Fig. 7.
Quatrième rayon de la nageoire dorsale chez un Carassin, coupe transversale.

IVme rayon de la nageoire dorsale[1] du Carassin. Il est très massif, quoique ses fonctions soient insignifiantes, car il a pour fonction

[1] Le premier rayon étant très petit et dissimulé dans la peau, on prend souvent le IVme rayon pour le IIIme.

de soutenir avec les autres rayons, une nageoire large et légère. Il y a bien à la base de ce rayon, à l'endroit où les vaisseaux sanguins pénètrent dans la gouttière intérieure de celui-ci, une cavité due à la résorption, mais une coupe juste au-dessus de celle-ci nous montre toute la série des dépôts périostaux.

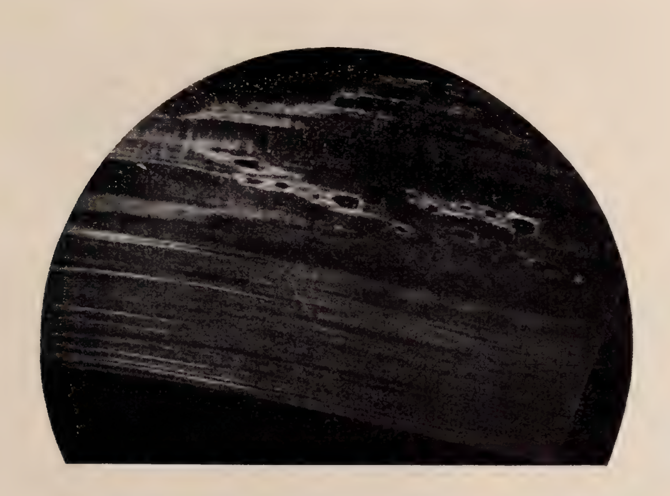


Fig. 8.

Coupe longitudinale du même rayon, lumière polarisée.

L'accroissement en longueur du rayon se fait par juxtaposition de tronçons, dont chacun est muni en arrière d'une saillie dentiforme. Ces tronçons sont cimentés ensuite par la substance osseuse qui se dépose uniformément à l'extérieur du rayon, de sorte que la surface postérieure reste longtemps dentelée, tandis que la surface antérieure est parfaitement unie. Cette égalité, ainsi que la persistance de la tension et la massivité des dépôts, permettent d'établir ici un plan convenable pour les sections qui s'orienteront perpendiculairement aux couches périostales.

Chez les *Acipenseridae*, on peut utiliser pour l'analyse beaucoup d'os, car ils sont presque tous massifs. Un des plus convenable sera l'os marginal de la nageoire pectorale [1]. La figure 9 représente la

[1] Dans un fascicule du *Zool. Anzeiger* (1924) parut une communication de Holzmayer, assistant au laboratoire de zoologie de Kazan, sur la détermination de l'âge du Sterlet d'après des coupes transversales de l'os marginal. M. Holzmayer a omis de mentionner mon travail traitant le même sujet qui

microphotographie d'une coupe faite à la base de celui-ci chez le Sterlet. On observe en lumière polarisée une succession de très minces lamelles superposées qui, par séries, correspondent plus ou moins aux cycles annuels de la croissance.



FIG. 9

Os marginal d'*Acipenser ruthenus*, coupe transversale très mince.

Une coupe d'un rayon d'un *Huso huso* pesant environ 800 kg. montre que la résorption épargne suffisamment les dépôts correspondants aux premières années de vie même chez des Poissons très âgés (dans ce cas à peu près 50 ans). La massivité de l'os est ici loin de correspondre à l'importance de ses fonctions. Comme l'a démontré SCHMALHAUSEN, il sert partiellement de contre-poids au lobe dorso-caudal; il joue donc un rôle passif.

Chez le Sterlet (*Acip. ruthenus*) cet os tend à se tordre suivant

paru en 1916, de même que ma communication faite à la Société des Naturalistes de l'Université de Kazan (1916) et celle que j'ai faite en 1923 au I[er] Congrès des zoologistes russes. Cette omission est d'autant plus étrange que M. HOLZMAYER, étant mon successeur dans le cabinet de zoologie, avait sous la main mes préparations originales, laissées là en dépôt. Je maintiens mon droit à la priorité dans l'élaboration de la méthode des coupes transversales pour l'étude de la croissance.

l'axe longitudinal, mais cette tendance est suffisamment légère pour permettre d'orienter le plan de section perpendiculairement aux couches périostales, ceci dans la partie antérieure du rayon.

L'os maxillaire de plusieurs espèces de *Salmonidae* se prête bien à l'analyse de la croissance. La fig. 11 représente celui du *Stenodus leucichtys nelma* (Pall). L'excès de substance osseuse qui se dépose ici, en dehors de l'influence des muscles et tendons, est très grand, ce qui concourt à la formation des dépôts périostaux uniformément orientés.

La fonction de cet os comme on le voit sur la fig. 10 est de faciliter l'élargissement de la bouche. Lorsque celle-ci est fermée, l'os se

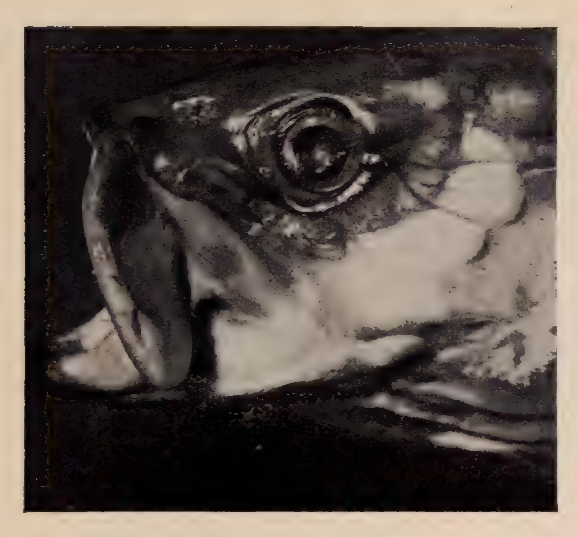


Fig. 10.

Tête de *Stenodus leucichtys nelma*, vue de côté L'os maxillaire est en position verticale.



Fig 11.

L'os maxillaire de *Stenodus leucichtys nelma*, vu de l'intérieur.

dispose presque horizontalement dans l'enfoncement correspondant; il est retenu là automatiquement par des faisceaux de tendons dont une partie est fixée au niveau de la branche ascendante de l'os dental. Lorsque la bouche s'ouvre, l'os prend une position presque verticale sous la tension inverse des tendons et, en partie, sous la pression de l'extrémité antérieure de l'os palatin sur un tubercule situé près de l'articulation. Cette pression fait tourner l'os d'un

certain angle suivant son axe longitudinal et contribue à l'élargissement de la bouche.

Un os mince et plat pourrait facilement remplir, — et, de fait, remplit — ces mêmes fonctions chez d'autres Poissons.

Nous trouverons facilement un plan isodynamique en faisant une section perpendiculaire à l'épaississement antéro-postérieur du col de l'os. Il est possible d'orienter ici la section de façon à pouvoir mesurer l'épaisseur relative des couches périostales (fig. 12). Il va sans dire que ce « plan isodynamique » ici, comme ailleurs, n'est en réalité que la partie d'une surface sphérique. Dans le



Fig. 12.

Coupe transversale du col de l'os maxillaire chez le *Stenodus leucichtys nelma.*

quadrant indiqué, la courbure est si faible qu'elle permet d'orienter la section perpendiculairement aux couches périostales, ce qui est suffisant pour l'analyse ; les autres quadrants ont une courbure plus prononcée.

J'ai indiqué plus haut que les os plats sont le siège d'une résorption interne très prononcée. Il est, néanmoins, aisé de trouver ici des plans isodynamiques si l'on tient compte de la présence dans

beaucoup d'os de parties massives, telles que les excroissances. Dans les ornements, où les forces mécaniques ne sont pas en jeu, la croissance végétative se manifeste par des dépôts de substance osseuse ou ostéoïde suffisamment continus.

L'os préoperculaire de la Perche peut nous servir d'exemple (voir fig. 13). On voit la structure d'une crête située le long du milieu de l'os. La résorption, très intense dans ce dernier os, épargne la crête qui est neutre au point de vue des fonctions mécaniques.

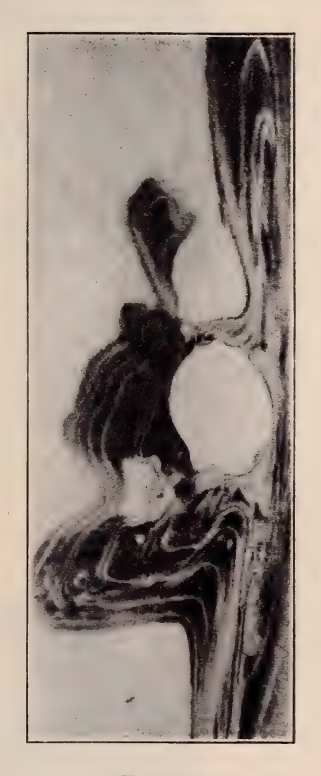


Fig. 13.

Os préoperculaire de la Perche. Coupe à travers la crête longitudinale.

Comme il a été déjà question de la structure des vertèbres je n'y reviendrai plus et me bornerai à indiquer l'importance de ces os pour l'étude des Poissons fossiles et sub-fossiles. La méthode des plans isodynamiques donne ici des résultats très satisfaisants. L'essentiel est de savoir trouver une orientation convenable pour les sections (fig. 4, 5). Quoique la structure des vertèbres soit très variée, il est toujours possible de trouver dans la direction radiale un plan perpendiculaire aux couches périostales. Chez bien des Poissons c'est la dernière vertèbre qui se prête le mieux à l'étude, car les dépôts périostaux sont ici très puissants sur la surface amphicoele, ce qui facilite l'orientation du plan de section (fig. 6).

La clavicule (fig. 14) du *Huso huso* présente un exemple très démonstratif de résorption superficielle. Le bord externe de cet os est massif et muni d'épaississements en forme de crêtes disposées en éventail. Vers le centre, l'os s'amincit jusqu'à former des trous dus à la résorption superficielle. Cette dernière aplanit aussi les crêtes au fur et à mesure de la croissance. Cependant, on trouve sur le même os une région épargnée par la résorption, à savoir le point central de la courbure.

En ce qui concerne les Mammifères, l'application de ma méthode est surtout démonstrative sur les os humains, où le processus de



Fig. 14.

Clavicule de *Huso huso.* On voit les crêtes sur le bord extérieur et un amincissement près du centre.

reconstruction est très complexe. La microphotographie 15 donne une idée du caractère des dépôts périostaux de la *squama temporalis* vue en lumière polarisée; il est possible de suivre ici les séries de

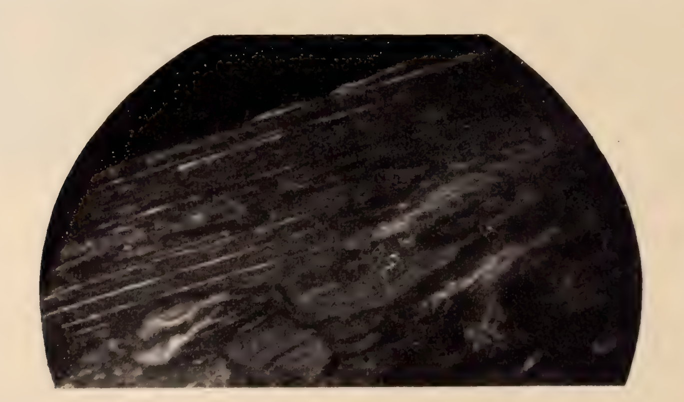


Fig. 15.

Coupe à travers l'os temporal (*squama temporalis*) d'un Homme âgé de 40 ans (Lumière polarisée.)

couches correspondant à de longues périodes de croissance. Nous trouvons également des régions analogues dans d'autres os de la voûte cranienne.

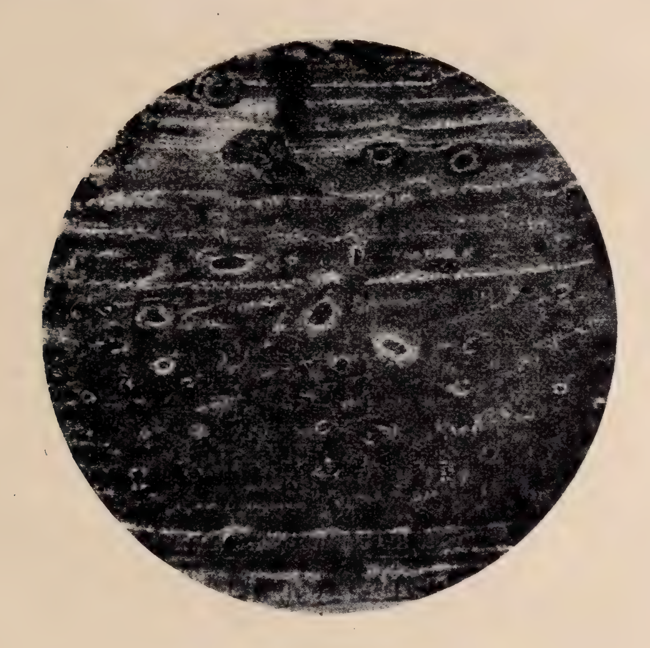


FIG. 16.

Lamelles basales internes et externes; fémur d'un garçon de 8 ans; milieu de la diaphyse (d'après LOVIAGUINE).

La microphotographie 16, empruntée au travail de LOVIAGUINE (1915), représente une coupe à travers le milieu de la diaphyse du fémur chez un garçon de 8 ans.

Conclusions.

1. Les méthodes employées dans l'ichtyologie pratique pour la détermination de l'âge et des périodes de frai des Poissons, basées seulement sur l'étude de l'écaille, des vertèbres ou des os plats, ne suffisent pas pour l'étude détaillée des différentes phases de la périodicité de croissance.

2. Le dépôt périostal de la substance osseuse joue chez les Vertébrés un rôle très important dans le processus de croissance et de formation de l'os. Les lamelles basales externes des Vertébrés supérieurs sont homologues aux dépôts périostaux continus des os de Poissons et d'Amphibiens.

3. Quoique la croissance concentrique primitive soit, chez les Vertébrés, effacée de bonne heure par la résorption, elle est cause de la concentricité de la structure des os dits concentriques *in toto.*

4. La grande massivité de certains os ne correspond pas à leurs fonctions mécaniques. Dans ce cas, les dépôts périostaux sont tout particulièrement réguliers et démonstratifs pour l'analyse de la périodicité de croissance.

5. Les forces mécaniques ont une influence sensible sur la reconstruction interne de l'os. Il en résulte que les os — ou les régions de ceux-ci où la relation entre les forces ainsi que leur direction se maintiennent dans les mêmes plans durant toute la vie — conviennent plus spécialement à l'analyse de la croissance. Nous dénommons ces plans: « *plans isodynamiques* ».

6. Il est nécessaire dans la recherche des plans isodynamiques d'examiner pour chaque espèce le squelette entier, car, même quand elles sont très voisines, la structure des os et leur massivité relative varient beaucoup.

7. Chez l'Homme et les autres Mammifères, les os de la voûte cranienne, ainsi que les régions des os tubulaires où les points d'application de la force musculaire font défaut, se recommandent pour l'étude de la périodicité de croissance.

Laboratoire de Zoologie de
l'Institut Polytechnique à Sverdlovsk
(Ekatherinbourg).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE [1]

1924. ANCONA UMBERTO, d'. — *Contributo alle Biologia degli Storioni nelle aque italiene.* Ministere d'Economia Nazionale, Div. 5, 1924.

1890. AXEL-KAY, L. — *Die Pubertätsentwicklung und das Verhältniss derselben zu den Krankheitserscheinungen der Schuljugend.* Int. Med. Congr., Bd. I, Berlin, 1890.

1924. BENNINGHOFF, A. — *Experimentelle Untersuchung über den Einfluss verschiedenartiger mechanischer Beanspruchung auf den Bau der Knorpel.* Anat. Anz. 1924.

1916 *a*. CLERC, W. — *Quelques données sur la définition de l'âge des Poissons d'après les os.* Wiestnik Ribopromischlennosti, Petrograd, 1916, No 5.

1916 *b*. — *La définition de l'âge des Poissons d'après les os.* C. R. de la Soc. Nat. de l'Université de Kazan, No 499, 1916 (en russe).

1923. — *La périodicité de croissance des os et leur structure chez l'Homme.* Ier Congrès des zoologistes russes, 1923 (en russe).

1924. — *Les Poissons nains.* IIe Congrès des zoologistes russes, 1924 (en russe).

1920. DUERST, J. H. — *Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern.* Abderhalden's Handbuch biol. Arbeitsmeth. Lief. 200, 1920.

1922. DUBREUIL, G. — *Les phénomènes de résorption dans les os de la voûte cranienne.* C. R. Ass. Anat., 1922.

1875. EBNER, V. v. — *Ueber den feineren Bau der Knochensubstanz.* Sitz. d. K. K. Akad. der Wiss. in Wien, 1875.

1882. — *Untersuchungen über die Anisotropie organisierter Substanzen.* Leipzig, 1882.

1922. GANDOLFI, H. A. — *Recherches sur l'âge et la croissance de quelques Anguilles argentées.* Ann. Biol. lacustre, 1922.

1900-05. GEBHARDT, W. — *Ueber funktionell wichtige Anordnungsweisen der feineren und gröberen Bauelemente der Wirbeltierknochen.* Arch. f. Entw.-Mech. 1900, 1901 und 1905.

1915. FOOTE, M. D. — *A contribution to the comparative Histology of the femur.* Washington. Smiths. Inst., No 2382, 1915.

1881. KASTCHENKO, N. — *Ueber die Genese und Architektur der Batrachierknochen.* Arch. f. wiss. Anat., 1881.

1924. KOHLRAUSCH, W. — *Ueber den Einfluss funktioneller Beanspruchung auf das Längenwachstum von Knochen.* Münch. med. Woche, 1924.

[1] J'omets de mentionner les nombreux travaux suffisamment connus concernant la détermination de l'âge des Poissons.

1858. Kölliker, A. — *Ueber verschiedene Typen in der mikroskopischen Struktur des Skelettes der Knochenfische.* Würzb. Verhandl., Bd. 9, 1858.
1889. — *Handbuch der Gewebelehre*, 1889.
1926. Kotikov, E. — *Recherches sur les causes qui ont une influence sur la forme du tibia.* Bull. de l'Inst. Leshaft, 1926. (En russe).
1924. Lillie, R. — *The physico-chemical conditions of Morphogenesis.* Amer. Natural. 1924.
1915. Loviaguine, N. — *Matériaux concernant la structure microscopique des os.* Dissert. (en russe), 1915.
1925. Maas, H. — *Knochenwachstum und Knochenaufbau.* Virch. Arch., 1925.
1921. — *Kritische Studie zur Physiologie und Pathologie des Knochenwachstums.* Stuttgart, 1921.
1891. Matschinsky, N. — *Croissance normale des os tubulaires de l'homme.* Dissert. med. (en russe), 1891.
1904. Meyburg, H. — *Beitrag zur Kenntnis des Stadiums der primären* "in toto" *konzentrischen Knochenbildung.* Arch. f. mikr. Anat. und Entw. 1904.
1909. Nowikov, M. — *Recherches sur les tissus cartilagineux et osseux.* Ann. scient. de l'Univ. de Moscou, 1909. (En russe).
1914. Ostrooumov, A. A. — *Das dritte Jahr des Wachstums des Sterlets.* Bull. de la Soc. Nat. Kazan, t. XLVI (en russe), 1914.
1912. Pouchet, R. — *Développement du squelette des Poissons osseux.* Journal de l'Anat. et de la Phys. XI, XII, 1912.
1922. Quix, P. H. — *Les fonctions des otolithes.* Arch. néerl. Physiol., 1922.
1908. Retterer, E. — *Influence de l'activité ou du repos sur la structure des tissus osseux.* Compte rendu de l'Ass. Anat., 1908.
1883. Schmidt-Monnard, C. — *Die Histogenese des Knochens der Teleostier.* Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 39, 1883.
1898 Stephan, E. — *Sur les cellules propres à la substance osteoïde des Poissons téléostéens.* C. R. Soc. Biol. 1898.
1898. Stratz, E. H. — *Naturgeschichte des Menschen.* Stuttgart, 1898.
1923. Lorour, M. F. — *Versuche über Einfluss von Nahrung, Licht und Bewegung auf Knochenentwicklung.* Ziegl. Ber. path. Anat., 1923.
1922. Weidenreich, F. — *Ueber die Beziehungen zwischen Muskelapparat und Knochen und den Charakter des Knochengewebes.* Virch. Anat. Gest., 1922.
1924. Zawarsin, A. — *Der Parallelismus der Struktur als ein Grundprinzip der Morphologie.* Zeit. f. wiss. Zool., 1924.

Vol. 34, nº 19. — Décembre 1927.

Travaux du Laboratoire de Zoologie et Anatomie comparée
de l'Université de Genève.

Les corrélations physiologiques entre les glandes génitales et les corps jaunes chez les Batraciens

par

Anne-Marie DU BOIS

Avec la planche 7 et 12 figures dans le texte.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS

L'existence universelle des corps jaunes ou adipo-lymphoïdes chez les Batraciens Anoures, la constance de leurs relations topographiques avec la glande génitale conduisent presqu'inévitablement à cette idée qu'il doit y avoir quelque corrélation fonctionnelle entre les deux sortes d'organes. Embryologiquement d'ailleurs, les corps adipeux appartiennent à la bandelette génitale dont ils représentent la partie antérieure, restée stérile.

Expérimentalement, les relations physiologiques entre la gonade et le corps adipeux ont été surtout mises en évidence par les résultats de la castration. La suppression des glandes génitales entraîne une accumulation de graisse dans les corps adipeux et, par suite, une hypertrophie de ces organes qui a été constatée chaque fois que les castrats ont pu être conservés assez longtemps pour que le phénomène ait eu le temps de se produire. Ces résultats expérimentaux sont en accord avec les données d'observation qui montrent l'existence d'un cycle dans le fonctionnement des corps jaunes, en tant qu'organes accumulateurs de réserves adipeuses, cycle qui présente un remarquable parallélisme avec celui des glandes génitales. L'accumulation de graisse atteint, en effet, son maximum en automne, au moment où s'achève l'élaboration des produits génitaux. Toutefois, ce parallélisme ne signifie pas obligatoirement que les deux cycles soient liés l'un à l'autre; ils pourraient n'être tous deux que les expressions indépendantes d'un même rythme saisonnier. Ce sont donc, avant tout, les résultats des expériences de castration qui permettent de poser nettement le problème des corrélations entre la gonade et les corps adipeux.

Il est difficile d'imaginer, *a priori*, quelle peut être la nature de ces corrélations. S'agit-il d'une action indirecte et cyclique de la glande génitale sur le métabolisme général de l'organisme, se traduisant par l'accumulation locale de matières adipeuses, à une certaine époque de l'année et par la résorption et l'utilisation de ces réserves à une autre période ? S'agit-il, au contraire, de relations beaucoup plus directes, telles que celles qui résulteraient

d'une utilisation des substances de réserve du corps adipeux par les éléments reproducteurs en voie de formation, utilisation qui pourrait se faire soit pas l'intermédiaire de la circulation générale, soit, plus vraisemblablement, grâce aux corrélations vasculaires et lymphatiques qui existent certainement tout le long du tractus génital ? Cependant, si l'utilisation d'une quantité, souvent considérable, de graisse peut aisément se comprendre dans le cas des femelles, en supposant que ces matières soient employées par les ovocytes au cours de leur vitellogenèse, il est un peu plus difficile — bien que les cellules nourricières renferment de la graisse — d'imaginer le cycle des transformations chimiques suivant lesquelles ces mêmes matériaux seraient utilisés par la lignée spermatique.

L'action si connue des hormones génitales, soit sur d'autres glandes à sécrétion interne, soit sur les caractères sexuels secondaires, conduit, d'autre part, à se demander si les corrélations entre la gonade et les corps adipeux ne seraient pas, elles-mêmes, de nature hormonique. On pourrait, en effet, imaginer que les glandes génitales exercent par voie humorale une action inhibitrice sur le développement des corps jaunes et que c'est pour cette raison que ces derniers organes s'hypertrophient après la castration. Cependant, les résultats de certaines expériences faites sur le Crapaud par K. Ponse (1924), dans lesquelles cet auteur greffait, sur des castrats, des testicules sous la peau et voyait les corps jaunes conserver leur hypertrophie, bien que les caractères sexuels réapparussent, semblent nettement défavorables à l'idée de corrélations d'ordre hormonique. De plus, dans ces mêmes expériences, bien que les testicules greffés soient bien développés, et aient présenté une spermatogenèse abondante, les corps jaunes sont restés hypertrophiés, ce qui paraît exclure l'hypothèse d'une utilisation directe des graisses par les éléments reproducteurs en formation, du moins par la voie de la circulation générale.

Comme on le voit, si l'existence de corrélations entre la glande génitale et les corps adipo-lymphoïdes n'est pas douteuse, la nature exacte de ces relations est loin d'être élucidée. C'est ce point particulier de la physiologie du tractus génital que M. le Professeur Guyénot m'a conseillé d'examiner, en me demandant surtout de bien établir si, oui ou non, ces corrélations sont d'ordre hormonique. Comme on le verra, les résultats conduisent nettement à une réponse négative et limitent les recherches dans le sens de

corrélations d'ordre topographique, dont les expériences laissent soupçonner la nature, bien qu'elles n'aient pas permis, pour des difficultés d'ordre technique, d'en préciser d'une façon complète le mécanisme.

Les faits montrent, en tout cas, qu'à côté des corrélations humorales, et en particulier hormoniques, dont l'étude a abouti à l'un des chapitres les plus brillants de la Biologie moderne, il existe entre organes d'autres corrélations fonctionnelles dont il convient de ne pas négliger l'existence.

Je tiens à remercier, Monsieur le Professeur Guyénot, Directeur de la *Station de Zoologie expérimentale* de l'Université de Genève, pour la part active qu'il a prise à mon travail. Pendant les années que j'ai passées dans son Laboratoire, ses conseils judicieux tant au point de vue de la marche des expériences, qu'à celui de l'interprétation à donner aux faits observés, ont grandement facilité mes recherches. Je lui en reste profondément reconnaissante.

Je remercie également Mademoiselle Dr K. Ponse, première assistante, qui a suivi de près toutes mes expériences et a bien voulu m'initier à la technique opératoire que M. le professeur Guyénot et elle-même ont si admirablement mise au point, ce qui m'a évité tous les tâtonnements et les pertes de temps qu'exigent l'établissement d'une telle méthode.

Je tiens à remercier aussi Madame E. Welti, assistante, et Mademoiselle M. Vallette pour l'aide qu'elles m'ont apportée en diverses circonstances.

INTRODUCTION HISTORIQUE

C'est Swammerdamm (1738) qui paraît avoir donné la première description des corps jaunes des Batraciens dans sa *Biblia naturae*; il a noté leur forme digitée chez la Grenouille et vu leur relation topographique étroite avec la gonade[1]. Ces organes ont été décrits par Rösel von Rosenhof (1758) chez *Rana fusca*, *R. viridis*, *Hyla arborea*, *Pelobates*, *Bufo vulgaris*, *B. calamita* et *Bombinator igneus*. Duvernay (1844) a constaté l'origine commune des vaisseaux qui irriguent les corps jaunes et les glandes génitales.

Structure histologique: La première étude de la structure histologique de ces organes paraît due à von Wittisch (1853), mais reste très incomplète. Wiedersheim (1882) les décrit comme constitués par un tissu à grandes mailles présentant des noyaux aux points de croisement. C'est dans ces mailles que se trouveraient les globules de graisse libres, donc extracellulaires, ainsi que de nombreux leucocytes. Cette description, tout à fait inexacte, a été corrigée par Giglio-Tos (1894-1896). Cet auteur note avec raison que les corps jaunes sont constitués par des cellules irrégulièrement polyédriques, entre lesquelles serpentent de nombreux capillaires sanguins qui entourent presque chaque cellule séparément, ainsi que des vaisseaux lymphatiques. Comme le montrent les préparations, après fixation à l'acide osmique et imprégnation argentique, c'est à l'intérieur des cellules des corps jaunes que se trouve la graisse sous forme de vacuoles adipeuses et non dans les mailles du soi-disant réseau décrit par Wiedersheim.

En 1911, Kennel reprit à son actif l'idée d'une structure des corps jaunes sous forme d'un tissu conjonctif réticulé, dans les

[1] On sait que chez tous les Anoures les corps jaunes sont situés en avant de la gonade avec laquelle ils contractent, par leur base, des relations étroites; ils représentent donc la partie tout à fait crâniale de la bandelette génitale (progonium). Cependant, à titre d'anomalie, il peut se développer un lobule adipeux à la partie postérieure du testicule, comme l'a signalée Patzelt et comme K. Ponse (observation inédite) en a récemment observé un cas chez *Rana esculenta*. Ce développement s'est effectué dans la partie tout à fait caudale de la bandelette (epigonium) qui normalement s'atrophie.

mailles duquel se logeraient des cellules contenant une quantité variable de graisse, le diamètre des mailles variant naturellement avec la quantité des réserves adipeuses entre 20 et 50 μ. Le même auteur, se basant sur les résultats d'injections colorées, dont il ne décrit malheureusement pas la technique, croit pouvoir affirmer qu'il n'existe pas de vaisseaux capillaires dans les corps jaunes et pense que les fines artérioles s'ouvriraient directement dans des lacunes conjonctives où déboucheraient également les veinules.

Le travail de KENNEL marque nettement un recul dans nos connaissances sur l'histologie des corps adipolymphoïdes. Les coupes, mêmes traitées et colorées par les méthodes les plus banales, montrent que ces organes sont formés par un amas de petites cellules, dans lesquelles la graisse s'accumule, sous forme de gouttelettes intracellulaires; il ne peut plus y avoir sur ce point de discussion. Il n'est guère douteux non plus que l'organe soit parcouru par un réseau de capillaires.

Variations saisonnières. L'existence d'un cycle saisonnier des corps jaunes a été déjà signalé par RÖSEL VON ROSENHOF; cet auteur en a conclu que la graisse qu'ils contiennent doit servir à la production du sperme chez le mâle et de la substance glaireuse qui entoure les œufs chez la femelle. GIGLIO-TOS a noté que le volume des corps jaunes atteignait son maximum avant la période de reproduction, lors de l'élaboration des produits génitaux en automne, pour diminuer rapidement au cours de l'hiver. Il a constaté aussi que les réserves adipeuses des corps jaunes peuvent être utilisées par les animaux lorsqu'ils sont mal nourris, ce qui a précisément lieu pendant l'hibernation. Inversement, les animaux, conservés au Laboratoire pendant l'hiver et bien nourris, gardent, pendant toute la saison froide, des corps adipeux dont le volume ne varie presque pas. Le même auteur a encore signalé les variations de coloration de ces organes qui, de teinte jaune soufre, lorsqu'ils sont remplis de graisse, deviendraient blanchâtres lorsque leur volume diminue. Cette observation de GIGLIO-TOS est assez singulière, car tous les auteurs qui se sont occupés de la question depuis ont, au contraire, noté que les corps adipeux perdent leur teinte jaune d'or et deviennent blancs rosés lorsqu'ils s'hypertrophient. Mes propres observations m'ont conduite au même résultat.

Le cycle des corps jaunes a été également envisagé par KENNEL (1912) au moyen de pesées; il constate que le rapport entre le poids

de l'animal et celui des corps adipo-lymphoïdes est sensiblement égal à 610 et 630 chez la Grenouille et le Crapaud mâle, tandis qu'il n'est que de 40 chez le Triton. D'après cet auteur, ce rapport resterait le même dans les différentes espèces d'un même genre et serait plus faible chez les femelles que chez les mâles. Ces constatations conduisent Kennel à penser que les réserves adipeuses servent au développement des éléments sexuels, spécialement à l'élaboration du deutoplasme des ovocytes.

Mes propres observations me conduisent à représenter de la façon suivante le cycle saisonnier des corps jaunes (fig. I.).

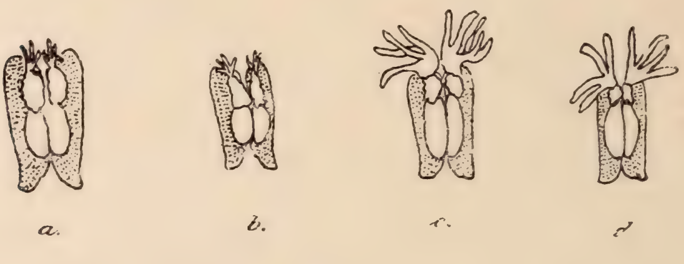


Fig. I.

Variations saisonnières des corps adipeux chez le Crapaud: *a*, *b*, système urogénital au printemps; *c*, *d*, en automne.

Ces organes atteignent, chez les Crapauds, leur maximum de développement en automne, en octobre ou au début de novembre. A ce moment, chaque digitation peut atteindre 1 ½ mm. de largeur. Tout l'organe est alors d'un beau jaune doré, cette couleur étant due aux gouttelettes de graisse qui distendent les cellules, jusqu'à leur faire atteindre un diamètre de 50 μ. Pendant l'hibernation, l'animal met à contribution les réserves graisseuses, accumulées dans les corps adipeux, et, au printemps, ces corps sont devenus tout à fait petits, ne renfermant presque plus de graisse; ils sont rougeâtres, à cause de leur riche vascularisation, et non turgescents. A partir de la fin de mai ou du début de juin (cette époque variant suivant les races) les cellules des corps adipeux recommencent à emmagasiner de la graisse et le volume de ces organes croît insensiblement pendant tout l'été.

Ce cycle se déroule tout à fait parallèlement au cycle effectué par la glande génitale. En automne, avant l'hibernation, la gonade

est à son maximum de développement, contenant alors des produits génitaux (ovules ou spermatozoïdes) mûrs, en grande quantité et qui ne subiront plus de modification jusqu'au printemps. Ce fait exclut toute idée d'une utilisation des réserves du corps adipeux par la gonade, pendant l'hibernation, pour l'élaboration des produits génitaux. Le parallélisme des deux cycles ne paraît donc pas résulter d'une action réciproque de l'un sur l'autre, mais plutôt de l'action d'une même influence extérieure (hibernation), dont les effets se feraient sentir sur les deux organes au même moment.

Les variations des corps jaunes sont fonction avant tout de l'état général de l'organisme. Les animaux amaigris présentent, indifféremment, à toute époque de l'année, des corps adipeux minuscules; les animaux trop bien nourris, au contraire, ceux en particulier qui n'hibernent pas et qui continuent à être nourris régulièrement pendant toute la période froide, ne présentent jamais une régression de leurs corps adipeux. J'ai observé que ce fait est particulièrement marqué chez des Crapauds de race italienne.

La couleur des corps adipo-lymphoïdes peut subir de rares modifications individuelles, quelques animaux normaux présentant des corps adipeux blancs. Cette variation dans la coloration semble dépendre en bonne partie de la nourriture. Les Crapauds témoins, nourris pendant un certain temps aux vers de farine exclusivement, ont toujours, après quelques mois, des corps adipeux blancs et présentant une légère hypertrophie.

En ce qui concerne *la constitution chimique des graisses* accumulées dans les corps jaunes, je n'ai trouvé d'autre indication que celle assez succincte due à GIGLIO-TOS. Chez *Rana*, ces graisses seraient formées de plusieurs huiles, dont la plus grande partie est à base d'acide palmitique. Il existe aussi de petites quantités d'acide margarique et quelques autres acides gras.

Fonction des corps jaunes. D'une façon générale, les auteurs ont envisagé de deux façons différentes l'utilisation des réserves adipeuses des corps jaunes, c'est-à-dire ce que l'on peut considérer comme la fonction de ces organes.

Pour les uns (VON WITTISCH 1853, WIEDERSHEIM 1882), les corps jaunes seraient des organes dont les réserves sont utilisées, au fur et à mesure des besoins, pour la nutrition générale de l'organisme, malgré leurs relations particulières avec le tractus génital. Pour les autres (RÖSEL VON ROSENHOF 1798, DUVERNAY 1884), les

graisses des corps jaunes serviraient directement à la nutrition des glandes génitales. De ces deux interprétations, qui ne sont pas nécessairement exclusives l'une de l'autre, la première s'appuie aujourd'hui sur des faits d'observation qui en montrent le bien fondé. Déjà Giglio-Tos (1894) avait noté que la résorption des graisses du corps jaune pendant l'hiver est supprimée, si au lieu de laisser jeûner les animaux pendant cette période, on les garde au chaud et les nourrit. J'ai indiqué plus haut combien la teneur en graisse des corps jaunes était fonction des conditions générales de nutrition, cette teneur augmentant à toute période chez les animaux trop bien nourris ou se réduisant considérablement chez ceux qui sont mal nourris ou malades.

Toutefois, si les graisses des corps jaunes peuvent, de même que les réserves graisseuses que l'on observe parfois en divers points du corps (autour du cœur et des gros vaisseaux, dans le creux axillaire etc.), être utilisées pour la nutrition générale de l'organisme cela ne veut pas dire que ce soit là leur seule fonction, ni que leur teneur en graisse ne dépende que des conditions du métabolisme. Pour prendre une comparaison, l'accumulation de graisse dans le tissu adipeux des Mammifères dépend bien des conditions de nutrition en général, mais cela n'empêche pas que les glandes génitales exercent une certaine fonction régulatrice, sur cette adiposité, comme le montrent les résultats de la castration.

La deuxième interprétation, celle de l'utilisation des graisses du corps jaune par la glande génitale reste beaucoup plus hypothétique. Ni l'élaboration du vitellus dans l'ovaire, ni la présence de petites quantités de graisse dans le testicule ne sont des arguments convaincants. Il est possible qu'une petite partie de la graisse des corps jaunes soit utilisée par les gonades, sans que ce soit pour autant la fonction essentielle de ces organes. Le seul fait qui paraît, au premier abord, en accord avec cette hypothèse est l'énorme hypertrophie que présentent les corps jaunes après la castration, comme si cette hypertrophie résultait de l'accumulation des graisses inutilisées et normalement destinées au testicule ou à l'ovaire. Mais nous verrons que l'analyse des faits expérimentaux n'est pas favorable à cette interprétation. D'autre part, les expériences d'ablation des corps adipolymphoïdes ne paraissent pas avoir été suivies d'une perturbation quelconque du fonctionnement de la glande génitale. Kennel (1911) a extirpé en novembre les corps adipeux

à un certain nombre (?) de Grenouilles; les survivantes (la moitié environ sont mortes) se sont normalement accouplées au printemps suivant. De son côté, K. Ponse (1924) a extirpé les corps adipo-lymphoïdes de 9 Crapauds mâles qu'elle a conservés pendant un an et plus. Elle n'a jamais noté aucun trouble de la spermatogénèse ni aucune modification des caractères sexuels secondaires. Le nom de corps adipo-lymphoïdes consacre la fonction de lieu de production de globules blancs que Kennel a attribuée à ces organes. Cet auteur a observé chez le Crapaud: «des plages constituées par des cellules à noyaux de 15 μ, encapsulés dans une substance amorphe, qui paraissent être des zones de formation de globules blancs. Ces zones ne sont observées que sur des coupes faites dans les corps jaunes après le fonctionnement de l'appareil génital ».

Il n'est pas impossible, en effet, que, comme bien d'autres organes chez les Batraciens, les corps jaunes participent à la formation des globules blancs. Mais la seule fonction que l'on puisse, en résumé, leur attribuer avec certitude est celle d'une réserve générale de matières adipeuses, utilisable par tout l'organisme. Il est très peu probable que ces réserves soient, en même temps, utilisées par la glande génitale. Leur existence n'est en tout cas pas nécessaire au fonctionnement normal de celle-ci.

Corrélation entre la gonade et les corps jaunes. Si la fonction principale des corps jaunes paraît extrêmement banale, il n'en est pas de même du problème de leurs corrélations avec la glande génitale. Rappelons en quels termes celui-ci se pose.

Les auteurs (Harms, Nussbaum, Smith, K. Ponse, E. Welti, etc.), qui ont pratiqué la castration chez les Batraciens, ont tous noté que chez les castrats les corps jaunes présentaient, au bout de quelques mois, une hypertrophie caractéristique. De ces résultats généraux de la castration, on peut rapprocher les constatations faites dans les cas d'hypogénitalisme. Patzelt (1918) a, en effet, décrit une Grenouille femelle *(R. esculenta)*, tuée en janvier et dont les corps adypolymphoïdes étaient énormes et blancs. Par contre, les ovaires étaient minuscules, celui de gauche réduit à un cordon blanc sans cavité ovarienne; corrélativement, les canaux de Müller étaient peu développés. Une autre Grenouille femelle a été décrite par Pedaszenko: l'animal avait des corps adipeux énormes et roses et pas d'ovaires. Avec K. Ponse (1927), j'ai étudié plusieurs cas semblables de Grenouilles hypogénitales, provenant d'une même région

des environs de Genève et dont les corps jaunes étaient de même anormalement développés.

En ce qui concerne plus spécialement les effets de la castration, K. Ponse (1924), dans son travail remarquable sur le Crapaud, a établi ce fait singulier que la castration bilatérale complète — organes de Bidder et testicules —, l'ablation des deux organes de Bidder (qui sont, on le sait, en contact direct avec les corps jaunes et intercalés entre ceux-ci et les testicules) ou enfin l'ablation des deux testicules seuls entraînent une forte hypertrophie des corps jaunes, augmentant d'année en année. Ce qui est remarquable, c'est que soit l'ablation des organes de Bidder seuls, avec conservation des testicules, soit l'ablation des testicules seuls avec conservation des organes de Bidder aient, dans ces expériences, abouti au même résultat, l'hypertrophie des corps jaunes. Ce fait est déjà une forte indication en faveur de l'idée que cette hypertrophie n'est pas due à une non-utilisation de réserves destinées à la glande génitale, car la partie restante du tractus génital (organes de Bidder ou testicules) aurait dû suffire à en consommer la plus grande partie.

K. Ponse, d'autre part, constata que, dans 4 cas où elle avait greffé d'un seul côté un testicule au niveau de la région rénale sur des animaux castrés et où la greffe avait repris des corrélations avec le rein et avec les corps jaunes, ceux-ci ne s'étaient pas hypertrophiés, ou, si l'animal était déjà un castrat ancien, avaient présenté une régression de leur état hypertrophique. Ce qu'il y a de curieux dans ces résultats, c'est que bien que la greffe n'ait été effectuée que d'un seul côté, l'action de sa présence s'est fait sentir avec la même intensité sur les deux corps jaunes.

Ce dernier résultat pourrait faire penser que le testicule exerce, par voie humorale, une action inhibitrice sur le fonctionnement des corps jaunes. Mais cette interprétation paraît aussitôt démentie par d'autres résultats également obtenus par K. Ponse. Cet auteur a greffé sur des castrats des fragments de testicule sous la peau. Bien que ces greffes aient vécu, aient présenté une spermatogenèse à peu près normale, et, en tout cas, aient fait réapparaître les caractères sexuels secondaires, ce qui prouve que leurs relations avec le milieu intérieur étaient bien rétablies, jamais elles n'ont eu pour conséquence d'empêcher ni de faire régresser l'hypertrophie des corps jaunes.

Il semble donc, en résumé, que la corrélation entre le corps jaune

et la gonade ne s'explique, ni par l'utilisation des réserves adipeuses de ce corps par la glande génitale, ni par une action hormonique. Cependant, la reprise en place de greffes de testicule, dans la région urogénitale d'un seul côté peut, dans certains cas, supprimer l'hypertrophie des corps jaunes et cela des deux côtés. Tel était l'état de ce problème particulier lorsque j'en ai entrepris l'étude.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les animaux que j'ai utilisés pour mes expériences sont des *Bufo vulgaris* de différentes provenances:

1. *B. vulgaris*, d'origine italienne (It.) venant des environs de Florence et qui m'ont toujours donné de bons résultats.
2. *B. vulgaris*, de race genevoise (G.), pêchés dans les environs immédiats de Genève; ils sont généralement plus difficiles à élever en cage que les italiens parce qu'ils mangent beaucoup moins facilement.
3. *B. vulgaris*, recueillis au Salève (S). Ils sont remarquables par le grand nombre d'hermaphrodites plus ou moins complets que leur race renferme. Il m'est arrivé au cours de mes opérations d'en rencontrer 3 ou 4 de suite, sur une douzaine d'individus. Les Crapauds de cette race s'adaptent assez bien aux conditions de laboratoire.
4. J'ai eu de très bons résultats avec une série de petits *B. vulgaris* de race allemande (Al.), des environs de Bonn. Ils ont admirablement bien résisté à toutes les épidémies qui éclatent fatalement dans un élevage de plus de 350 Crapauds.

J'ai voulu aussi faire des expériences sur un lot de Crapauds de race jurassienne, pêchés dans les marais du Doubs, aux Brenets (800 m.) en avril. Ils sont fort différents de la race du Salève, bien que vivant sensiblement à la même altitude; ils sont de taille très petite et de forme ramassée. Mais en en examinant toute une série, j'ai constaté que ces Crapauds normaux et recueillis dans la nature au sortir de l'hibernation — alors qu'ordinairement les corps adipeux sont à leur minimum de développement — présentaient au contraire d'énormes corps adipo-lymphoïdes blancs

analogues à ceux de castrats. Cette race présente donc un comportement exceptionnel, dû sans doute à des facteurs extérieurs, (nutrition, température ?). Il serait intéressant de l'étudier séparément.

Pour la méthode d'élevage, je m'en suis strictement tenue à celle décrite par K. Ponse dans sa thèse (1924); elle m'a toujours donné de bons résultats; j'ai pu, grâce à elle, éviter les épizooties et pendant les trois années où j'ai constamment eu 150 à 200 animaux vivants, j'ai eu relativement fort peu de cas de mort à imputer à la maladie.

Une épidémie d'amibiase, cependant, a décimé les femelles à castration unilatérale, pendant l'été et l'automne 1925. Plusieurs petites épidémies de « rouille » se sont déclarées à divers moments dans différentes séries, mais se sont toujours heureusement arrêtées assez vite. J'ai eu un certain nombre de Crapauds parasités par des *Nématotaenia*. Enfin, il s'est produit quelques cas d'ulcérations des doigts ou du museau, mais j'ai toujours pu les soigner à temps et les guérir, le seul résultat étant parfois la perte d'un ou de deux doigts.

J'ai nourri mes Crapauds très régulièrement une fois par semaine, au moyen de vers de terre pendant l'été et de vers de farine (larves de *Tenebrio molitor*) pendant le reste de l'année — sauf pendant l'hibernation. Pendant l'année 1926, je les ai nourris exclusivement aux vers de farine; c'est probablement à ce fait que je dois attribuer, en automne 1926, une série de résultats douteux, provoqués par un engraissement prononcé des animaux. Les vers de farine, possédant une grande quantité de tissu graisseux, constituent une nourriture trop substantielle qui, jointe au manque d'exercice du Crapaud en cage, tend à déterminer l'engraissement des animaux et à fausser les résultats des expériences en diminuant les contrastes. Cette adiposité générale ne va pas, en effet, sans retentir sur les corps adipo-lymphoïdes. Mais une diète un peu serrée, pendant quelques semaines, a rapidement remis les choses au point.

J'ai fait hiberner mes Crapauds pendant deux hivers de suite, de novembre 1925 à fin janvier 1926, de décembre 1926 à janvier 1927. Le premier hiver, je les ai placés dans des caisses de bois à fond en claire-voies, à demi-pleines de terre passée au crible dans laquelle les animaux pouvaient facilement se creuser des trous. Le deuxième hiver, je les ai conservés plus simplement dans des

cages de toile, contenant une bonne couche de feuilles sèches. Les cages étaient portées dans une chambre à température froide (environ + 5° à 6°). Dans les deux cas, l'hibernation a très bien réussi et je n'ai pas eu à constater de cas de mort que je puisse lui imputer.

La technique opératoire utilisée, aussi bien pour les castrations que pour les greffes, est celle qui a été minutieusement mise au point et décrite par K. Ponse et qui est utilisée par tous les travailleurs de la Station de Zoologie expérimentale. Je ne la décrirai pas à nouveau, renvoyant le lecteur au mémoire de K. Ponse. De même pour les soins opératoires, l'emploi des sacs stériles, des cages en toile, etc.

Les pièces destinées à l'étude histologique ont été fixées soit au liquide de Bouin, soit au sublimé acétique, parfois au Flemming. Les colorations ont été faites soit à l'hémalun-éosine, soit à l'hématoxyline ferrique combinée avec le picro-indigo-carmin, le van-Gieson ou le rouge Bordeaux.

PREMIÈRE PARTIE.

ACTION DE LA CASTRATION

Chapitre I. Castration bilatérale.

Bien que l'hypertrophie des corps jaunes après castration totale ait été observée par plusieurs auteurs et, en particulier pour le Crapaud par K. Ponse, sur un grand nombre d'animaux, j'ai tenu à refaire cette expérience afin d'avoir, d'une part, des termes de comparaison et, d'autre part, des castrats destinés à recevoir ultérieurement des greffes de glandes génitales.

L'ablation des testicules et des organes de Bidder est faite en brûlant au thermo-cautère le mésentère qui rattache ces organes aux reins et en sectionnant à leur base les corps adipo-lymphoïdes. La même opération a été pratiquée chez les femelles par suppression des ovaires et des organes de Bidder.

A) *Castration bilatérale chez le Crapaud mâle.* (fig. II).

1re *série (Novembre* 1924.*)* L'opération est faite sur trois animaux.

1. ♂ It; lors de l'opération, l'animal présentait des excroissances

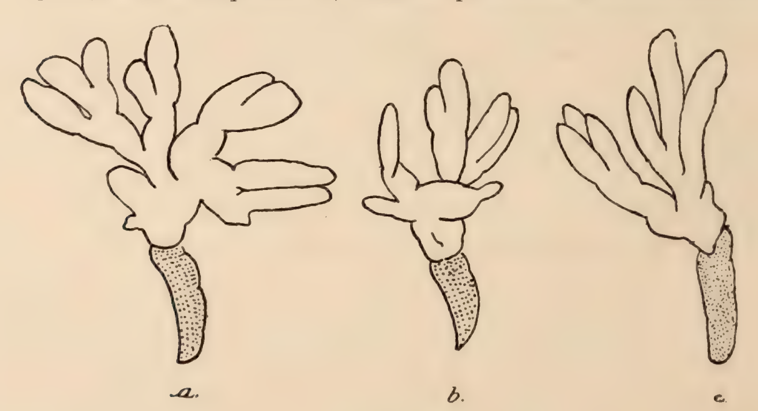


Fig. II.
Hypertrophie des corps jaunes chez 3 Crapauds ♂, après castration bilatérale: *a*, *b*, au bout de 12 mois; *c*, au bout de 16 mois.

digitales tout à fait nettes et d'un beau noir, des corps adipo-lymphoïdes normaux, c'est-à-dire assez gros comme c'est le cas à cette époque de l'année, chaque digitation ayant 1 ½^{mm} de large environ; tout l'organe était d'un beau jaune d'or. Les excroissances digitales diminuèrent progressivement; à la fin de l'année 1925 elles avaient totalement disparu et n'ont jamais réapparu. Une opération de contrôle est effectuée après 9 mois (août 1925). Il n'y a pas trace de régénérat testiculaire et les corps adipeux sont déjà très hypertrophiés et tout à fait blancs. L'animal hiberne et au printemps suivant ne manifeste aucune activité sexuelle. Il montre une forte tendance à l'engraissement. Il est autopsié en mars 1926 (après 16 mois). Les corps adipeux sont à ce moment très hypertrophiés et blancs; ils ont encore beaucoup grossi, ayant presque doublé de volume depuis la deuxième opération d'août.

2. ♂ G., opéré en novembre 1924, l'animal est conservé pendant 14 mois et demi. Cet animal ne présente pas la régression tout à fait complète des excroissances digitales telle qu'elle apparaît toujours chez les castrats. Pendant toute la durée d'observation, il persiste sur les doigts une région granuleuse, non pigmentée, leur donnant un aspect gris chagriné. Toutefois, à l'autopsie, en février 1926, je n'ai pas retrouvé le plus petit reliquat testiculaire susceptible d'expliquer ce maintien partiel d'un caractère sexuel secondaire. Les corps adipo-lymphoïdes de cet animal avaient tout à fait le type de castrat, étant blancs et fortement hypertrophiés.

3. ♂ G. 13 mois après la castration, l'animal est complètement amaigri et corrélativement les corps adipeux sont restés très petits.

2me *Série.*

En mars et avril 1925, j'ai opéré dix Crapauds de race italienne. Au moment de l'opération, peu après la reproduction, ils présentaient tous des corps adipo-lymphoïdes très petits, peu colorés, et des excroissances digitales très prononcées, tout à fait noires. Celles-ci ont subi la régression normale pendant les mois suivants, ont disparu complètement vers la fin de juin et n'ont plus jamais réapparu, sauf dans un cas analogue au 2me de la série précédente. Deux de ces animaux sont morts après quatre mois, très amaigris; ils présentaient, cependant, tous deux des corps adipeux blancs déjà un peu hypertrophiés.

Les huit survivants ont subi une réopération de contrôle, sept mois après la première, en novembre 1921. Quatre d'entre eux présentaient en ce moment des corps adipeux petits, tout à fait analogues à ceux des Crapauds normaux, mais blanchâtres. L'un d'entre eux avait conservé quelques papilles peu pigmentées sur les doigts sans qu'à la réopération, ni plus tard à l'autopsie, j'aie pu trouver de reliquats testiculaires[1].

Ces quatre animaux ont hiberné et ont été autopsiés en mars 1926 (après 12 mois). Pendant l'hiver et les premiers mois de l'année, leurs corps adipeux s'étaient beaucoup accrus et étaient devenus blancs rosés, les digitations atteignant alors 5^{mm} de largeur.

Les quatre derniers Crapauds de cette série possédaient déjà en novembre 1925 de très gros corps adipeux blancs, rosés. J'ai pratiqué alors sur eux des homogreffes testiculaires péritonéales ou sous-cutanées. L'un d'entre eux récupéra assez rapidement des excroissances digitales, la greffe ayant repris, il passa ainsi dans une autre série. Chez les trois autres, je n'ai pas constaté de réapparition des excroissances ce qui indique que la greffe n'avait pas repris. Je les ai autopsiés en juin 1926 (après 14 mois). Les greffes sont, en effet, en complète dégénérescence et les corps adipeux sont très hypertrophiés et tout à fait blancs; ces animaux sont donc à considérer comme des castrats normaux.

Le maximum d'hypertrophie des corps adipeux dans un cas de castration bilatérale a été constaté chez un ♂ It. châtré par Mlle Ponse en 1921 et mort après 5 ans. (Pl. 7 , fig. 3 .) Dans ce cas, ils sont devenus énormes, occupant toute la cavité générale et les digitations atteignant 2 cm. de large, le volume et le poids de ces organes étaient 10.000 fois supérieurs à ceux d'un Crapaud normal. Il y a, en plus, de gros amas de tissu graisseux autour des différents organes, notamment autour du cœur.

La castration bilatérale entraîne donc chez le mâle une hypertrophie bilatérale très prononcée des corps adipo-lymphoïdes. Le degré de cette hypertrophie est fonction de l'état général de l'animal et de la durée du temps d'observation. Ces résultats sont basés

[1] Ce cas, ainsi que celui signalé plus haut (2°), ne doivent pas être considérés comme infirmant l'action indiscutable du testicule sur les caractères sexuels secondaires. Il ne s'agit que de la persistance anormale, au milieu de la zone des excroissances digitales, soit d'un état papilleux de la peau, sans crochets cornés, soit de quelques papilles peu pigmentées, qui traduit un certain retard dans la régression de ces formations.

sur l'observation de 13 cas positifs sur 14, le cas correspondant à un résultat négatif étant dû à l'amaigrissement.

B). *Castration bilatérale chez la femelle* (fig. III).

L'opération est pratiquée de la même manière que chez le mâle; j'enlève ici les deux ovaires et les deux organes de Bidder.

1re *Série*.

1. ♀ It., opérée en novembre 1924. L'opération est rendue difficile par le fait qu'à ce moment, les ovaires étant bourrés d'ovocytes pigmentés, la paroi ovarienne très mince se déchire

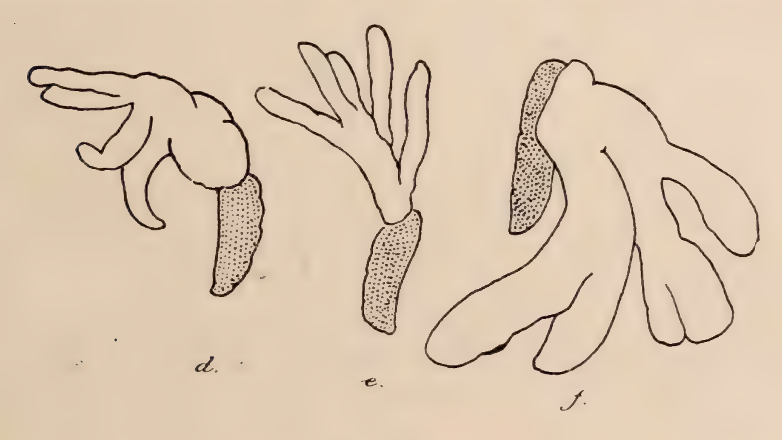


Fig. III.

Hypertrophie des corps jaunes chez le Crapaud ♀, après castration bilatérale: *d*, *e*, au bout de 12 mois; *f*, au bout de 3 ans.

dès qu'on veut saisir un lobe avec les pinces et des ovocytes se répandent dans la cavité générale où il faut aller les rechercher un à un. Les canaux de Müller sont très gros et les corps adipeux jaunes et normaux pour la saison, c'est-à-dire assez gros. Cette femelle subit une deuxième opération de contrôle en octobre 1925. Les corps adipeux sont déjà assez gros et blancs, les oviductes ont régressé et il n'y a pas trace de reliquats ovariens. L'animal hiverne, mais meurt de la « rouille » à la fin de janvier 1926, après 14 mois; il présente des corps adipeux énormes et blancs, rosés.

2me *Série.*

En mars 1925, j'ai opéré 7 ♀ It.; elles avaient toutes pondu, ce qui facilite beaucoup l'opération, les ovaires étant très réduits et ne se déchirant pas; les corps adipeux sont, dans tous les cas, très petits. Deux de ces femelles sont tuées en novembre 1925; elles étaient très maigres et refusaient de manger depuis plusieurs semaines. L'une avait des corps adipeux filiformes et l'autre des corps adipeux blancs moyens.

Les cinq femelles restantes subissent une réopération de contrôle, en octobre 1925. Toutes sont, à ce moment, en parfait état de santé. Il n'y a pas trace de reliquats d'ovaires, les canaux de Müller sont petits; les corps adipeux sont, dans deux cas, nettement plus gros que ceux d'une femelle normale, quoique l'hypertrophie ne soit pas considérable. Les trois autres femelles ont des corps adipeux de taille tout à fait analogue à celle que l'on observe normalement chez la femelle en automne mais n'ont pas la couleur jaune habituelle; ils sont tout à fait blancs. Ces cinq femelles hivernèrent, pendant l'hiver 1925-1926, l'une mourut à la fin de janvier, parasitée par des *Nématotaenia.* Ses canaux de Müller étaient petits, les corps adipeux petits, n'ayant subi aucune modification depuis octobre. J'autopsiai les quatre ♀ restantes en mars 1926 (12 mois). Trois d'entre elles avaient acquis, au cours de l'hiver, de très gros corps adipeux qui avaient pris la couleur blanc rosé, habituelle pour les castrats. La dernière avait conservé des corps adipeux petits, sans modification depuis octobre, malgré un état général paraissant tout à fait bon.

3me *Série.*

En juin 1925, j'ai opéré encore deux ♀ G. qui présentaient d'assez gros canaux de Müller et des corps adipeux très petits. Ces animaux maigrirent beaucoup; en mars 1926, ils ne présentaient pas de reliquats d'ovaires, les canaux de Müller étaient petits et les corps adipeux très réduits.

L'hypertrophie des corps adipeux chez la femelle après castration existe peut-être à un degré moindre que chez le mâle (fig. III). Toutefois, avec le temps, elle peut atteindre quand même un grand développement, témoin une femelle châtrée par Mlle Ponse, en 1921, et qui, morte après 6 ans, présentait d'énormes corps adipeux blancs.

C. *Castration bilatérale chez la Grenouille.*

La castration chez cet animal ayant déjà été pratiquée par de nombreux auteurs, je me suis contentée de quelques essais à titre de vérification. J'ai conservé deux mâles de *Rana temporaria*, castrés en novembre 1924, pendant 15 mois. Au moment de l'opération, les corps adipeux présentaient la coloration jaune soufre normale. Lors de l'autopsie, les corps adipeux étaient très hypertrophiés et avaient changé de coloration. Ils étaient dans un cas jaune très pâle, dans l'autre entièrement blancs.

Les corps jaunes de la Grenouille se comportent donc, vis-à-vis de la castration, exactement comme chez le Crapaud (fig. IV).

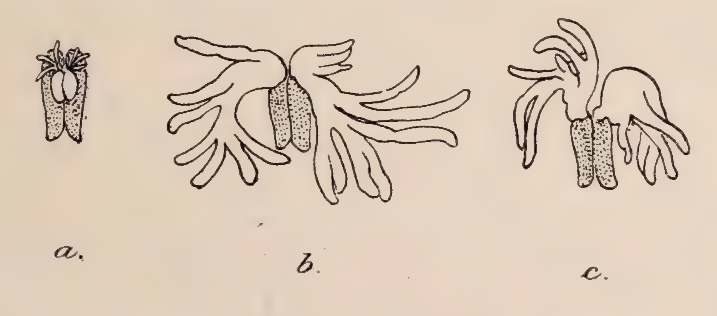


Fig. IV.

a, Système urogénital d'une Grenouille ♂ en avril : *b*, *c*, Hypertrophie des corps adipeux, après castration bilatérale, au bout de 15 mois.

D. *Castration bilatérale chez le Triton.*

Il était intéressant de voir si, chez les Urodèles, les corps adipo-lymphoïdes réagissaient de la même manière que chez les Anoures, vis-à-vis de la castration. J'ai dans ce but effectué des castrations sur *Triton cristatus* mâle.

J'ai suivi la même technique opératoire que pour le Crapaud, le Triton étant au préalable endormi dans l'eau éthérée à 5 %. L'incision, au bistouri, se fait latéralement (à l'inverse d'Aron et de Champy qui font toujours cette opération par la face ventrale) sur le flanc de l'animal, à mi-distance entre l'insertion des pattes antérieures et postérieures et sur une longueur de 1 cm. environ. Chez ces animaux, la couche musculaire est adhérente à la peau et, par une seule incision, on pénètre directement dans la cavité géné-

rale. Il n'y a donc, après l'opération, qu'une seule suture à faire. Au bout de 6 à 8 jours, la plaie a l'air tout à fait cicatrisée; mais si, à ce moment là, on ôte déjà les fils de la suture, le muscle n'est pas encore assez solidement cicatrisé et les mouvements de l'animal provoquent une ouverture de la plaie par laquelle font hernie les organes. J'ai eu de cette manière plusieurs cas de mort au début de mes opérations. Pour remédier à cet inconvénient, j'ai essayé de faire une suture musculaire en détachant sur les deux lèvres de la plaie le muscle de la peau et en faisant par dessus une deuxième suture cutanée. Mais le moyen le plus simple et qui m'a toujours donné de bons résultats est de ne faire qu'une seule suture et de conserver les animaux après l'opération pendant trois semaines environ dans des sacs stérilisés. Au bout de ce temps seulement, j'enlève les points de suture et j'isole encore pendant quelques jours les animaux dans autant de cristallisoirs.

La castration elle-même est beaucoup plus difficile que chez les Anoures. Le testicule se présente sous la forme de 1 à 4 lobes, disposés en chapelet, réunis entre eux par une zone intercalaire très mince. Ces lobes sont le plus souvent si étroitement accolés au poumon ou au rein qu'on ne peut pas songer à pratiquer l'opération au thermo-cautère, ce qui augmente alors les chances de régénération de testicule à partir de petits fragments laissés sur ces organes; c'est ce qui s'est produit dans un certain nombre de cas. L'adhérence avec le poumon est parfois si complète qu'on ne peut enlever le testicule sans léser cet organe. Dans ce cas, j'ai dû ligaturer le poumon, un peu en avant de la zone adhérente, et j'ai enlevé le testicule avec toute la partie inférieure du poumon

1re *Série.*

Huit *Triton cristatus* ♂ sont opérés en janvier et février 1925; ils présentent nettement la ligne blanche nacrée de la queue, mais les autres caractères sexuels secondaires, cloaque et surtout crête, sont moins prononcés par le fait que les Tritons opérés étaient des animaux maintenus en captivité depuis un certain temps. Les corps adipeux se présentent comme des bandelettes de 2^{mm} de large environ, de couleur jaune d'or, attachées de chaque côté au lobule testiculaire antérieur; la bandelette se prolonge un peu en avant de ce lobe, et, en arrière, longe tout le tractus uro-génital.

Six animaux ont été conservés pendant 21 mois, jusqu'à la fin

d'octobre 1926. Au printemps 1926, la ligne de la queue était à peine marquée. Ces animaux ont été mis en aquarium avec des femelles prêtes à pondre, mais ne manifestèrent aucun instinct sexuel et les œufs pondus ne se développèrent pas n'ayant pas été fécondés. Trois de ces Tritons, autopsiés en octobre 1926, présentaient des corps adipeux très hypertrophiés de volume supérieur au double de celui des corps adipeux de Tritons normaux et de couleur sensiblement plus claire. Il n'y avait pas trace de régénérats testiculaires.

Trois autres Tritons montrent, à l'autopsie, des corps adipeux gros et clairs analogues à ceux des trois animaux précédents. Mais ils présentent tous (21 mois après l'opération) de gros régénérats de testicule, unilatéraux ou bilatéraux, fixés dans tous les cas sur le poumon. Ces lobules atteignent et même dépassent la taille d'un lobule testiculaire ordinaire. On ne distingue pas macroscopiquement dans ces régénérats les deux régions visibles dans les testicules normaux à ce moment de l'année : la zone claire contenant les spermatozoïdes et la région opaque contenant les spermatogonies primaires et secondaires. Il convient de noter que si ces animaux présentaient des corps adipeux hypertrophiés de castrats malgré la présence de régénérats testiculaires, les gonades régénérées se trouvaient en position anormale, fixées sur le poumon et sans rapport avec la région uro-génitale. On verra plus loin l'importance de cette réserve.

Enfin, 2 animaux sont morts au bout de 8 et 14 mois; le premier, atteint d'une affection cutanée, avait un très petit régénérat testiculaire et des corps jaunes à peine hypertrophiés; le deuxième, très amaigri, avait des corps adipeux très petits. Ces deux résultats sont à mettre sur le compte du mauvais état général de ces animaux.

2me *Série.*

Huit Tritons ont été castrés, en juillet 1925; 3 sont morts trop rapidement pour donner des résultats; les 5 survivants ont été conservés pendant 15 mois, jusqu'en octobre 1926. A l'autopsie, tous ont présenté des régénérats testiculaires[1] plus ou moins gros, fixés généralement sur le poumon, dans un cas sur le rein. Les corps adi-

[1] Voir pour l'étude histologique des régénérats de testicules chez le Triton et leur état d'intersexualité l'Appendice, p. 569.

peux n'en sont pas moins hypertrophiés et clairs dans les 4 premiers cas. Dans le dernier, ils sont au contraire restés petits et de teinte orangée.

La castration agit, en somme, chez le Triton en déterminant, comme chez les Anoures, l'hypertrophie des corps adipeux.

En résumé, si l'on ne tient compte que des animaux ayant vécu assez longtemps pour pouvoir fournir un résultat valable, on constate que la castration bilatérale est régulièrement suivie d'une hypertrophie, souvent considérable, des corps adipeux; ceux-ci subissent en même temps un changement de leur coloration qui de la teinte jaune d'or passe au blanc rosé. Ces résultats sont basés:

a) sur 14 cas de castration bilatérale chez le Crapaud ♂, dont 12 ont présenté une hypertrophie nette des corps jaunes, constatée au bout de 15 à 21 mois. Un présente une hypertrophie moindre, l'animal étant malade et l'autopsie faite au bout de 8 mois seulement. Enfin, dans un cas, l'animal étant complètement amaigri, cette hypertrophie a fait défaut.

b) Sur 10 cas de castration bilatérale chez le Crapaud ♀ ayant comporté: 4 fois une hypertrophie très nette des corps jaunes, observée au bout de 12 à 14 mois, une fois une hypertrophie faible, au bout de 8 mois, chez un individu amaigri et 5 fois l'absence de cette hypertrophie qui s'explique, dans 4 cas au moins, par l'état d'inanition et d'amaigrissement.

c) Sur 2 cas de castration bilatérale chez la Grenouille rousse ♂ ayant tous deux abouti à une hypertrophie nette des corps jaunes constatée au bout de 15 mois.

d) Sur 13 cas de castration bilatérale chez *Triton cristatus*, dont 11 ont pu être conservés pendant 15 et 21 mois, 2 autres étant morts plus tôt, malades et amaigris et sans montrer naturellement d'hypertrophie des corps jaunes. Sur les 11 survivants, 10 ont présenté une hypertrophie caractéristique des corps jaunes, avec changement de coloration de ces organes. Or, si 3 d'entre eux n'offraient aucune trace de régénérats testiculaires (après 21 mois), 7 présentaient, par contre, des régénérats souvent très volumineux, mais fixés sur le poumon, sans relation topographique avec la région urogénitale. Enfin, dans le 11me cas, il y avait un régénérat testiculaire fixé sur le rein et corrélativement cet animal est le seul qui ait conservé des corps adipeux non hypertrophiés et de

coloration normale, bien qu'étant en bon état de santé. L'importance de ce dernier cas apparaîtra lorsque j'examinerai le résultat des greffes intrapéritonéales de testicule.

Si l'on rapproche ces faits d'observations plus anciennes d'autres auteurs, il en résulte qu'il est parfaitement établi que la castration bilatérale entraîne l'hypertrophie des corps adipeux, chaque fois que les animaux peuvent être conservés en bon état, pendant un temps suffisant.

Chapitre II. — Castration unilatérale

L'idée de pratiquer des castrations unilatérales m'a été suggérée par les résultats observés par K. Ponse après greffe intrapéritonéale unilatérale de testicule. Dans 4 cas, en effet, cet auteur a constaté que cette greffe empêchait ou faisait disparaître l'hypertrophie des corps jaunes qui accompagne la castration et cela des deux côtés. On pouvait logiquement s'attendre à ce que la persistance des organes génitaux d'un seul côté pût suffire de même à inhiber l'hypertrophie des corps adipo-lymphoïdes. Les résultats ont été quelque peu différents de ceux que l'on paraissait en droit d'attendre.

A). *Castration unilatérale chez le Crapaud mâle.*

Dans ce cas, je prélève soit d'un côté, soit de l'autre, le testicule et l'organe de Bidder correspondant.

1re *Série.*

3 Crapauds ♂ G. sont opérés en novembre 1924. Ils ont des excroissances nettes et des corps adipeux jaunes et peu développés. Ils ne sont pas mis en hibernation pendant l'hiver 1924-25 et s'accouplent normalement, en mars 1925. L'un meurt, en août 1925, d'une infection à la patte; le testicule restant est très gros, atteignant presque le double d'un testicule ordinaire. Les corps adipeux sont blancs, rosés, déjà assez hypertrophiés, des deux côtés également. Les 2 autres animaux sont réopérés en août 1925 et présentent, tous deux, un testicule restant très gros et des corps adipeux blancs, rosés, très hypertrophiés bilatéralement; les

excroissances digitales sont peu nettes, ce qui est normal pour l'époque. Ils sont autopsiés après avoir hiverné, en mars 1926, ce qui porte la durée d'observation à 15 mois. Les testicules sont alors de la même grandeur qu'en août, tandis que les corps adipeux ont encore un peu grossi. Les excroissances sont nettes.

2me *Série.*

9 crapauds ♂ It. sont opérés en mars-avril 1925; ils présentent tous à ce moment des excroissances très nettes et des corps adipeux minuscules.

a) 2 d'entre eux sont réopérés en novembre 1925; ils présentent alors des corps adipeux blancs, rosés, peu hypertrophiés, mais nettement plus gros que ceux d'un Crapaud normal. Le testicule restant est très gros et les excroissances digitales nettes. Ils ont hiberné, se sont accouplés normalement à la fin de février et ont été autopsiés en mars 1926 (après 12 mois). Les testicules restants sont demeurés très gros et les corps adipeux sont bilatéralement blancs, rosés et moyennement hypertrophiés; ils sont nettement plus gros qu'en novembre.

b) 1 animal subit une réopération, en novembre 1925; le testicule restant est gros, les corps adipeux gros, mais de couleur jaune. Ce Crapaud s'accouple normalement après l'hivernation. Autopsié en mars 1926, il présente des corps adipeux et un testicule à peu près dans le même état qu'en novembre. C'est un des rares cas où la coloration blanc rosé, si caractéristique, ne s'est pas montrée. Les excroissances se sont maintenues nettes comme chez les témoins.

c) 2 animaux présentent à la réopération, en novembre 1925, des excroissances nettes, un gros testicule et des corps adipeux déjà fortement hypertrophiés. Ils tombent tous deux malades de la « rouille », en février, après avoir hiberné. Ils deviennent très maigres, leurs excroissances digitales disparaissent et ils ne tardent pas à mourir. L'autopsie révèle des corps jaunes, assez gros, mais plus petits qu'en novembre et ayant fortement régressé. Ils sont devenus blancs, de taille moyenne, dans un cas, et tout à fait filiformes dans l'autre.

d) 2 animaux, opérés en avril 1925, ne subissent pas de réopération en novembre. Ils hibernent, gardent leurs excroissances normales pendant toute l'année; l'un meurt en janvier, 1926 parasité par des *Nematotænia*; toutefois, il n'est pas maigre et ses

excroissances sont nettes, le testicule restant est gros et les corps adipeux blancs et de taille moyenne. L'autre, tué en mars après s'être accouplé normalement, présente un très gros testicule et de gros corps adipeux blancs.

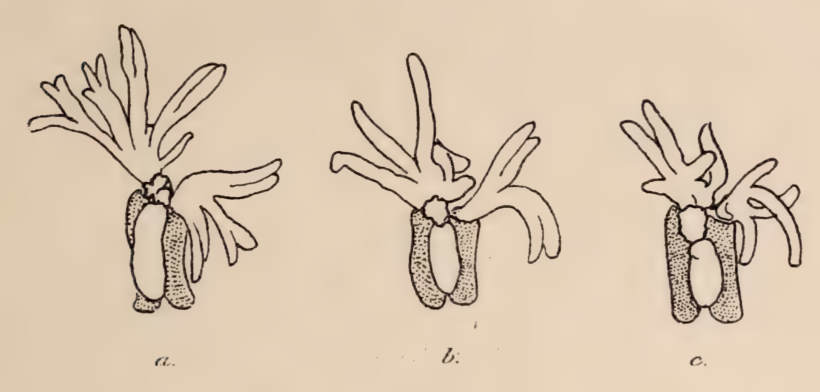


FIG. V.
Hypertrophie des corps jaunes chez le Crapaud ♂, après castration unilatérale: *a*, *b*, *c*, au bout de 12 mois.

e) Enfin 2 animaux sont réopérés, en novembre 1925 ; ils présentent à ce moment des excroissances digitales nettes, le testicule restant est très gros et les corps adipeux sont très hypertrophiés et blancs. A ce moment, je prélève le testicule et l'organe de Bidder restants et je greffe le testicule dans les sacs lymphatiques. Ces Crapauds passent ainsi dans une autre série.

En résumé, la castration unilatérale chez le Crapaud ♂ entraîne une hypertrophie des corps adipeux et cette hypertrophie est dans tous les cas bilatérale. (fig. V). Elle est cependant nettement moins accentuée que dans la castration bilatérale. Son importance dépend comme toujours de la durée d'observation séparant l'opération de l'autopsie, et, en plus, de l'état général de l'animal; si celui-ci maigrit, on peut observer une régression nette des corps adipeux auparavant hypertrophiés.

B) *Castration unilatérale chez le Crapaud femelle.*

La castration unilatérale est pratiquée par l'ablation de l'ovaire et de l'organe de Bidder correspondant soit d'un côté, soit de l'autre.

1re *Série.*

5 ♀ It., opérées en mars et avril 1925, possèdent au moment de l'opération, de gros canaux de Müller, des ovaires petits ayant évacué leurs ovules et des corps adipeux presqu'invisibles. Elles sont toutes mortes, au courant de septembre ou octobre 1925, d'une épidémie d'amibiase qui s'est déclarée dans leur cage. Elles étaient très maigres, ne mangeant plus depuis plus d'un mois. Leurs corps adipeux étaient jaunes et petits, analogues à ceux d'une femelle normale à cette époque de l'année, excepté chez 2 d'entre elles où ils étaient un peu plus gros.

2me *Série.*

1 femelle It., opérée en février 1925, présente, lors de l'opération, des ovaires bourrés d'œufs, qui se déchirent au moindre contact, de très gros organes de Bidder et des canaux de Müller bien développés. Les corps adipeux sont presqu'inexistants. Cette femelle pond en sac, quelques jours après l'opération. Je la réopère après 8 mois, en octobre 1925. Les corps adipeux sont à ce moment moyens (un peu plus gros que chez une femelle normale) et blancs, rosés. Les 2 canaux de Müller sont très gros et l'ovaire droit restant est distendu par des ovocytes pigmentés. La femelle hiverne, jusqu'au milieu de janvier 1926, et meurt en février. Les corps adipeux sont alors beaucoup plus développés qu'en octobre, l'ovaire et les canaux de Müller sont restés dans le même état.

3me *Série.*

3 ♀ It., opérées à la fin de Mars 1925, possèdent de petits ovaires, des canaux de Müller peu développés et de très petits corps adipeux. Elles subissent une réopération, en octobre 1925, et montrent toutes trois des corps adipeux petits, tout à fait analogues à ceux d'une femelle normale en octobre, mais de couleur blanc rosé. L'ovaire restant est petit, sans trace de pigment chez 2 d'entre elles, très légèrement pigmenté chez la troisème. Les canaux de Müller sont petits. Après l'hibernation, ces femelles s'accouplent, mais ne pondent pas; elles sont autopsiées en mars. Les ovaires restants sont petits, analogues à ce qu'ils étaient en octobre; il en est de même pour les canaux de Müller. Les corps adipeux, enfin, se sont passablement hypertrophiés, jusqu'à devenir blancs et de taille moyenne ou même gros dans un cas. Il s'agit probablement ici de femelles immatures ou trop vieilles.

4me *Série.*

3 ♀ G, opérées en avril 1925, présentent de petits ovaires, de gros canaux de Müller et de très petits corps adipeux. Elles sont tuées, la première en février, les deux autres en mars 1926. Elles sont toutes trois très maigres et n'ont pas hiverné. Deux d'entre elles ont des ovaires petits, non pigmentés, des canaux de Müller peu développés et des corps adipeux blancs, peu hypertrophiés, toutefois plus gros que chez une femelle témoin. La troisième a un ovaire légèrement pigmenté, de gros canaux de Müller et des corps adipeux blancs assez développés.

En résumé, la castration unilatérale chez la femelle paraît entrai-



Fig. VI.

Hypertrophie des corps jaunes chez le Crapaud ♀, après castration unilatérale : *d*, *e*, *f*, au bout de 8 mois.

ner aussi une hypertrophie bilatérale des corps adipeux, cette hypertrophie n'étant jamais très forte (fig. VI). Il faut remarquer, en outre, que les modifications subies par les canaux de Müller lors de la suppression d'un ovaire, sont aussi toujours bilatérales.

C. *Castration unilatérale chez la Grenouille.*

1re *Série.*

2 *Rana temporaria* ♂ ont été châtrés unilatéralement, en novembre 1924; ils présentaient alors de grosses brosses copulatrices qui se sont maintenues pendant toute la durée d'observation, ne subissant que la variation saisonnière normale. Les corps adipeux étaient jaunes, assez gros, normaux pour la saison. Les 2 animaux ont été tués en février 1926, après 15 mois; ils présentaient des corps adipeux blancs assez hypertrophiés alors que ces organes sont normalement très réduits à cette époque de l'année.

2me *Série.*

3 *Rana temporaria* ♀ ont été castrées unilatéralement en décembre 1924. Elles présentent, à ce moment, de gros ovaires pleins d'ovocytes pigmentés, de gros canaux de Müller et des corps adipeux jaunes un peu plus petits que chez les mâles cités plus haut. L'autopsie est faite en février 1926 (14 mois). Dans 2 cas, il y avait eu développement d'un petit régénérat d'ovaire du côté opéré, les canaux de Müller étaient gros et les corps adipeux hypertrophiés et blancs, l'ovaire laissé en place était bourré d'ovocytes pigmentés; le 3me animal ne présentait pas de régénérat ovarien et les corps adipeux étaient aussi hypertrophiés.

3me *Série.*

3 *Rana esculenta* ♀ sont castrées unilatéralement, en février 1925. Elles possèdent toutes trois, alors, de petits corps adipeux. L'autopsie, faite en février 1926 (12 mois), montre dans 2 cas des corps adipeux blancs et hypertrophiés et, dans le 3me, des corps adipeux blancs, mais dont l'hypertrophie est de moindre degré. Les canaux de Müller sont gros et les ovaires restants volumineux et pigmentés.

Ces résultats sont donc tout à fait concordants avec ceux obtenus sur le Crapaud, la castration unilatérale entraînant, ici encore, une hypertrophie bilatérale des corps adipeux (fig. VII).

D. *Castration unilatérale chez le Triton.*

1re *Série.*

J'ai opéré, en février 1925, 12 Tritons parmi lesquels 5 sont morts trop tôt pour donner des résultats et dont 7 autres ont pu être



Fig. VII.

Hypertrophie des corps adipeux chez la Grenouille, après castration unilatérale au bout de 15 mois : *a*, chez le ♂ (le testicule prélevé ne figure pas sur le dessin) ; *b*, chez la ♀.

conservés pendant 21 mois, jusqu'en novembre 1926. A l'autopsie, je constate que le testicule restant s'est, dans tous les cas, beaucoup hypertrophié. Chez 2 animaux, il y avait en outre, du côté opposé, un minuscule régénérat testiculaire ; chez l'un de ces derniers, les corps adipeux avaient gardé la teinte orange des Tritons normaux. Les 6 autres animaux avaient, au contraire, des corps adipeux très hypertrophiés et de teinte claire, l'hypertrophie étant cependant moins marquée que chez les Tritons châtrés des deux côtés.

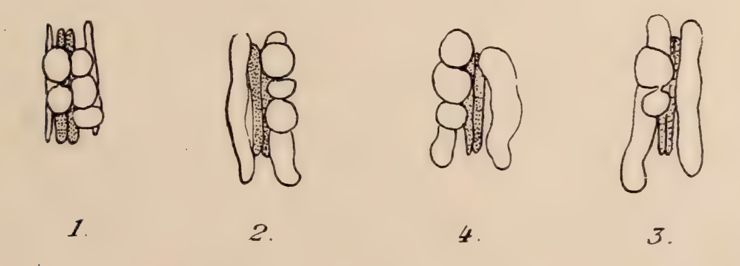


Fig. VIII.

Hypertrophie des corps adipeux chez le Triton, après castration unilatérale, au bout de 15 à 21 mois (2, 4 ,3). Triton normal en février (1).

2me *Série.*

Sur 5 animaux, opérés en juillet 1925, 1 meurt précocement, les 4 restants ont pu être conservés pendant 15 mois, jusqu'en octobre 1926. A l'autopsie, ils présentent une hypertrophie du testicule laissé en place; l'un d'entre eux a, en plus, un petit régénérat testiculaire du côté opéré; ce dernier animal, qui est d'ailleurs en mauvais état, présente des corps adipeux petits et de teinte orangée. Chez les 3 autres, les corps adipeux sont hypertrophiés et de coloration jaune clair, le degré d'hypertrophie est ici semblable pour les Tritons observés après 15 ou après 21 mois. Il est en tout cas moindre que chez les Tritons castrés des 2 côtés.

En résumé, sur 17 Tritons ayant subi la castration unilatérale, 6 sont morts trop tôt pour donner des résultats notables. Parmi les 11 survivants, qui ont pu être conservés 15 et 21 mois, 9 présentaient une hypertrophie bilatérale des corps adipeux (fig. VIII), 2 avaient conservé des corps jaunes d'aspect normal et présentaient d'ailleurs un régénérat testiculaire en place du côté opéré. Toutefois, l'un de ces 2 animaux était en mauvais état de santé, si bien qu'il est difficile de faire état de ce cas.

Il est à noter que toujours l'hypertrophie des corps adipeux a, comme chez le Crapaud et chez la Grenouille, été notablement moindre qu'après la castration bilatérale.

La castration unilatérale entraîne donc régulièrement une hypertrophie caractéristique des corps adipo-lymphoïdes des 2 côtés, bien que celle-ci soit toujours moins forte que dans le cas de la castration bilatérale. Ces résultats ont été fournis par:

a) 12 cas de castration unilatérale chez le Crapaud mâle ayant tous présenté une hypertrophie des corps jaunes constatée au bout de 8 à 16 mois.

b) 12 cas de castration unilatérale chez le Crapaud femelle, dont 7 ont eu un résultat positif au bout de 12 mois. 5 ont fourni un résultat négatif, les animaux étant morts très amaigris au bout de 6 mois.

c) 8 cas de castration unilatérale chez la Grenouille, ayant tous donné des résultats positifs après 12 à 15 mois.

d) 11 cas de castration unilatérale chez les Tritons mâles ayant présenté 9 fois l'hypertrophie caractéristique des corps jaunes et 2 fois l'absence de cette modification, due, soit à l'existence en place d'un régénérat de testicule (1 cas), soit à l'amaigrissement (1 cas).

Ce résultat est extrêmement intéressant, en ce qu'il montre bien, comme l'avait vu K. Ponse, par d'autres expériences, que l'action d'un testicule, d'un seul côté, s'exerce sur les deux corps adipeux symétriquement. Ici, c'est la suppression du tractus génital d'un seul côté qui détermine une hypertrophie bilatérale. Il est extrêmement curieux que les organes génitaux restés en place de l'autre côté, et qui généralement augmentent de volume, ne suffisent pas à inhiber cette hypertrophie. Ceci paraît bien montrer que ce n'est pas uniquement en utilisant les réserves des corps jaunes que les testicules présents empêchent l'hypertrophie de ces organes. Il ne s'agit pas davantage d'une adiposité due à un changement général du métabolisme, comme on aurait pu le supposer dans le cas de la castration totale.

Il y a une contradiction évidente entre le fait que l'absence du testicule d'un seul côté entraîne une hypertrophie bilatérale et le fait que la présence du testicule de l'autre côté ne suffit pas à inhiber cette hypertrophie des deux corps jaunes. Il est vrai que cette hypertrophie reste toujours inférieure à celle qui suit la castration bilatérale, comme si elle résultait de la combinaison de deux influences inverses: action hypertrophiante venant du côté privé de gonade et action réductrice venant du côté où la glande génitale est restée.

Il est en tous cas établi que la castration unilatérale exerce sur les corps jaunes une action hypertrophiante bilatérale.

DEUXIÈME PARTIE

ACTION DES GREFFES DE GLANDES GÉNITALES SUR L'ÉVOLUTION DES CORPS JAUNES

Les expériences relatives à la première partie de ce travail ont mis hors de doute que la castration bilatérale entraîne toujours une hypertrophie considérable des corps adipolymphoïdes. Celle-ci peut-elle être empêchée si la glande génitale extirpée est à nouveau greffée sur l'organisme, soit dans la région urogénitale, soit sous la peau ?

Supposons que, dans les deux cas, la greffe entraîne l'absence d'hypertrophie des corps jaunes. Ce serait la preuve que le testicule règle le fonctionnement de ces organes, soit par voie hormonique, soit par utilisation directe de leurs réserves, apportées par la circulation générale.

Si, au contraire, les greffes sous-cutanées, même bien reprises et fonctionnelles, ne modifient pas l'évolution hypertrophique des corps jaunes, c'est que les greffons ne seront intervenus, ni par l'un, ni par l'autre de ces deux processus.

Si, enfin, les greffes sous-cutanées n'exerçant aucune action, la greffe pratiquée au niveau de la région urogénitale amène, au moins dans certains cas, une régression des corps jaunes, ou une absence d'hypertrophie, comme K. Ponse l'a constaté sur 4 animaux, il faudra en conclure que les corrélations entre corps jaunes et glandes génitales ne sont pas d'ordre général (hormonique ou utilisation des graisses par la circulation générale), mais purement d'ordre local, topographique.

Chapitre III. — Autogreffe et homogreffe sous-cutanées de testicules après castration totale.

A. *Autogreffe sous-cutanée de testicule. (B. vulgaris).*

L'opération consiste, en premier lieu, en une castration totale et bilatérale (suppression des 2 testicules et des 2 organes de Bidder),

mais faite aux ciseaux pour ne pas risquer de brûler trop profondément les testicules destinés à la greffe. Les deux testicules sont ensuite coupés aseptiquement en 4 ou 5 tranches de 1 mm. d'épaisseur environ. Après avoir incisé, au bistouri, sur une longueur de 1 cm. environ, la peau du dos, je glisse dessous tous les fragments testiculaires. Pour assurer la reprise de la greffe, je fais encore, toujours au bistouri, une série de petites scarifications à la face interne de la peau.

1re *Série.*

J'ai opéré suivant cette méthode, en décembre 1925, 7 Crapauds mâles (All.) Tous avaient, à ce moment, des corps adipeux très petits et jaunes et des excroissances digitales tout à fait noires; ces dernières sont restées nettes jusqu'en mars 1927. La greffe était visible extérieurement sous forme de une ou deux bosses qui grossirent beaucoup à partir de juin 1926, jusqu'à atteindre la grosseur d'un petit pois. Les animaux hivernèrent en 1926-27 et, au printemps 1927, s'accouplèrent comme des mâles normaux. En mars 1927, 6 d'entre eux avaient des corps adipeux blancs rosés très gros, le 7me les avait blancs, mais moins hypertrophiés, sans que cette différence puisse s'expliquer par son état de santé. Je n'ai trouvé, dans aucun cas, la plus petite trace d'un régénérat de testicule ou d'organe de Bidder.

Les greffes sont, dans tous les cas, accolées à la peau du dos; dans plusieurs cas, on peut voir des vaisseaux sanguins qui partent de la peau et qui viennent se ramifier à la surface de la greffe. Quelquefois, celle-ci n'est pas du tout reliée au muscle sous-jacent, mais souvent il y a plusieurs adhérences. Les fragments de testicule sont toujours enveloppés d'un sac conjonctif, à l'intérieur duquel on peut encore distinguer la forme des tranches de testicules qui sont dans tous les cas fortement hypertrophiées, ayant presque doublé de volume.

2me *Série.*

En mars 1926, j'ai opéré 36 Crapauds mâles (It.) présentant tous des excroissances nettes et des corps adipeux très petits, rarement jaunes.

a) 5 animaux sont morts quelque temps après l'opération, leur

mort devant être attribuée à des infections locales ou à des brûlures par l'éther.

b) 10 animaux ont montré, 3 ou 4 mois après l'opération, une disparition progressive des excroissances digitales; au mois d'août, celles-ci avaient totalement disparu et elles n'ont pas réapparu à l'automne. Ces animaux ont été réopérés en novembre 1926; à ce moment là, après 10 mois, le temps de latence exigé pour la reprise de la greffe était de beaucoup dépassé; sur le dos, il n'y avait pas trace de greffe visible extérieurement; il fallait donc admettre que la greffe n'avait pas repris. J'ai en effet constaté que, dans les sacs lymphatiques, il ne restait plus de la greffe que des résidus noirâtres, plus ou moins étendus. Les corps adipeux étaient tous très gros et blanc rosé. Ce sont des castrats bilatéraux purs.

c) 2 animaux présentaient, en novembre 1926, de très grosses bosses sur le dos et des excroissances très noires. Je les ai tués à ce moment; les corps adipeux étaient dans les deux cas blancs, rosés et déjà très hypertrophiés, tout à fait dans le même état que ceux des 10 castrats cités plus haut. Chez l'un de ces animaux, tous les fragments de testicule s'étaient groupés en une seule masse, enfermée dans un sac conjonctif assez épais et sans adhérence avec le muscle. Chez l'autre, ils s'étaient répartis en deux groupes, formant deux petites greffes à peu de distance l'une de l'autre, chacune dans un petit sac conjonctif à parois très minces.

d) 15 Crapauds ont hiberné, pendant l'hiver 1926-27; ils présentaient tous des excroissances noires et des greffes visibles à l'extérieur, plus ou moins développées, pouvant atteindre la taille d'un gros pois. A l'autopsie, en mars 1927 (ou à la réopération, pour 3 d'entre eux encore actuellement vivants), les greffes se montrent toujours enfermées dans un sac conjonctif à parois plus ou moins épaisses. Les corps adipeux sont devenus, dans 10 cas, de gros corps adipeux blanc rosé de castrats; dans les 5 autres, ils sont un peu plus petits, mais cependant nettement hypertrophiés.

e) 1 cas est tout à fait aberrant. L'animal possédait, en mars 1927, une petite greffe bien visible extérieurement et en parfait état, sans trace de dégénérescence, ainsi que des excroissances noires. Il mangeait bien et ne paraissait pas amaigri. L'autopsie a révélé des corps adipeux filiformes sans que j'aie trouvé trace d'un seul reliquat testiculaire.

f) Les trois animaux restants étaient très maigres; deux d'entre eux

refusant de manger depuis octobre, n'avaient plus trace d'excroissances digitales, leurs greffes étaient en dégénérescence et leurs corps adipeux filiformes. Le 3me, quoique malade, présentait, en mars, des excroissances nettes, une greffe très petite, mais sans trace de dégénérescence, des corps adipeux très petits.

B. *Homogreffe de testicule sous-cutanée.* (*B. vulgaris.*)

Cette opération a été faite sur des mâles castrés depuis 1, 2 et même 3 ans. Cette série se compose de 8 Crapauds dont 5 étaient des castrats opérés par Mlle Ponse, deux ou trois ans auparavant et les 3 autres des animaux castrés depuis un an. La greffe a été pratiquée en avril 1925 et n'a pas repris dans 4 cas.

Les animaux ont été conservés pendant 1 à 2 ans. Ils présentaient extérieurement sur le dos une bosse visible et avaient récupéré leurs excroissances digitales. A l'autopsie, les corps adipeux, gros et roses au moment de l'opération, étaient restés dans le même état, sauf dans un cas où, l'animal étant malade et très maigre, ces organes avaient régressé.

En résumé, sur 43 animaux ayant reçu des autogreffes de testicule sous-cutanées, celles-ci n'ont pas repris dans 10 cas. Dans 29 cas où la greffe avait repris, ce qui résulte à la fois de l'examen du greffon et du maintien des caractères sexuels secondaires, les corps adipeux, après un laps de temps variant de 10 à 15 mois, se sont montrés fortement hypertrophiés, blancs rosés, très semblables à ceux des castrats bilatéraux. 3 animaux malades ont des greffes petites, en dégénérescence, et des corps adipeux très petits. Un seul animal, faisant exception, présente des corps adipeux filiformes, bien que paraissant en bonne santé; il s'agit certainement là d'une particularité individuelle. Quatre cas d'homogreffes réussies ont donné les mêmes résultats, le maintien de l'hypertrophie.

Les morceaux de testicule greffés s'amalgament toujours en une ou plusieurs masses lobées, où l'on peut cependant encore reconnaître les fragments primitifs qui s'hypertrophient toujours jusqu'à doubler de volume. Les greffes sont, dans tous les cas, contenues dans un sac conjonctif à parois plus ou moins épaisses.

Les résultats de ces expériences sont tout à fait conformes à ce que K. Ponse avait obtenu. Il est hors de doute qu'après castration bilatérale et greffe des testicules sous la peau, les corps jaunes s'hypertrophient comme après simple castration. La présence de

greffes de testicules, même lorsque ces dernières sont bien reprises, grandissent, et remplissent complètement leur rôle d'organe à sécrétion interne en maintenant tous les caractères sexuels secondaires, est impuissante à faire régresser les corps adipo-lymphoïdes. On peut donc affirmer que ce n'est certainement pas par voie hormonique que les gonades agissent sur les corps jaunes.

Le fait que les greffes sous-cutanées de testicule, même bien développées et accrues, ne diminuent pas l'hypertrophie des corps jaunes, tend aussi à faire penser que ce n'est pas en utilisant les réserves graisseuses par le moyen de la circulation générale que le testicule règle l'acccumulation de ces substances dans les corps adipeux. Cependant, ici, la conclusion doit être moins formelle. Il ne faut, en effet, pas perdre de vue que les testicules, greffés, bien que présentant une spermatogenèse très nette dans les ampoules testiculaires et secrétant aussi des hormones capables de maintenir les caractères sexuels secondaires, se trouvent, cependant, dans des conditions de fonctionnement un peu spéciales. En particulier, la spermiogenèse aboutit à des masses de spermatozoïdes qui ne peuvent être évacués et doivent être résorbés sur place. Il est peu probable que cette modification soit capable de supprimer entièrement l'utilisation hypothétique des graisses par la gonade, mais il convenait cependant de faire sur ce point une réserve.

En résumé, le testicule, dont la présence en place exerce une action régulatrice sur le fonctionnement des corps jaunes, ne remplit certainement pas cette action par voie hormonique. Il est très peu vraisemblable que celle-ci résulte uniquement d'une absorption par la gonade des réserves adipeuses des corps jaunes.

Chapitre IV. Autogreffe et homogreffe intra-péritonéales de testicules après castration totale.

Les greffes sous-cutanées de testicules n'exerçant aucune action régulatrice sur l'hypertrophie des corps jaunes, il était indiqué de rechercher si ces greffes seraient plus efficaces en les effectuant dans la région urogénitale, de façon à ce que le greffon puisse contracter des relations soit avec le rein, soit avec cet organe et les corps adipeux eux-mêmes.

Dans ce but, après avoir pratiqué la castration bilatérale totale, j'ai regreffé les deux testicules (exceptionnellement un seul) soit unilatéralement, à gauche ou à droite suivant les cas, soit bilatérale-

ment dans la région urogénitale. Pour assurer une bonne reprise des greffons, les testicules étaient débités en fragments d'environ 1 mm. d'épaisseur et ceux-ci déposés sur la surface du rein immédiatement à la base des corps jaunes. L'expérience montre que les fragments tendent à s'accoler et à former une ou deux masses qui se mettent en rapport avec le rein. Ce n'est que dans des cas exceptionnels que l'un des fragments vient se fixer sur une anse intestinale ou sur la paroi musculaire abdominale.

A. *Autogreffe testiculaire unilatérale (B. vulgaris).*

1re *Série.*

J'ai opéré, en avril-mai 1925, une première série de 10 Crapauds (G.) mais ces animaux ne m'ont pas donné de bons résultats, la plupart étant morts d'épidémie (amibiase, « rouille ») ou sous l'action de parasites intestinaux.

Le No 77, en mai 1925, reçoit 2 testicules à gauche; à ce moment, ses corps adipeux sont petits et les excroissances nettes. L'animal meurt, en novembre 1925, parasité par des *Nematotaenia* et très amaigri. Ses excroissances étaient peu visibles, les corps adipeux minuscules et il n'y avait qu'une toute petite greffe, fixée sur une anse intestinale.

Le No 78, opéré en mai 1925, meurt d'amibiase en janvier 1926, sans avoir hiberné. Il est très maigre, avec des excroissances peu marquées. La greffe est petite, située sur le rein, mais à l'extrémité postérieure de celui-ci. Les corps adipeux sont minuscules.

Le No 74 meurt d'ulcération, en mai 1926, onze mois après l'opération; ses excroissances digitales, qui s'étaient maintenues jusqu'en janvier, ont totalement disparu, l'animal est très maigre. L'autopsie révèle une greffe petite, placée sur le rein et directement accolée aux corps adipeux, qui sont très petits.

Les Nos 76 et 82, opérés en mai 1925, meurent de rouille, en avril 1926; ils ont eu des excroissances nettes jusqu'en mars et ont hiverné; ils ont été peu de temps malades et ne sont pas amaigris. Le No 76 possède une grosse greffe, toute entière fixée sur le corps adipeux. Les corps adipeux sont cependant des deux côtés gros et blancs. Le No 92 possède une greffe fixée sur le rein, directement sous le corps adipeux; ces organes sont, des deux côtés, très gros et blancs, par conséquent du type de ceux des castrats.

Le N° 80, opéré en mai 1925, se maintient en bon état avec des excroissances nettes jusqu'à l'autopsie, en mars 1926; il a hiverné et manifesté des instincts sexuels normaux. Il a une grosse greffe, formée de plusieurs fragments de testicules, agglomérés en une masse lobée, située tout en bas du rein, sans rapport avec le corps adipeux correspondant. Les deux corps adipeux sont devenus très gros et blancs.

Le N° 75, opéré en avril 1925, a, à ce moment, des corps adipeux petits et des excroissances noires qu'il conserve toute l'année, il hiverne, et s'accouple comme un mâle normal au printemps. Il est tué en mars 1926; l'autopsie montre, à gauche, une très grosse greffe ayant repris sur le rein à la base du corps jaune, celui-ci étant replié par dessus. Les corps adipeux sont petits, analogues à ceux d'un témoin en mars. Il semble donc, dans ce cas, qu'il y ait eu rétablissement des connexions qui sont nécessaires pour inhiber l'hypertrophie des corps adipeux.

N° 73. Cet animal, opéré en avril 1925, n'a été tué que 26 mois plus tard, en juin 1927. Il s'est maintenu en bon état pendant toute cette période, avec des excroissances digitales nettes variant comme chez un témoin. Il a été réopéré, en avril 1926, et possédait à ce moment une greffe petite sur le rein et de petits corps adipeux. L'autopsie (juin 1927) révèle une grosse greffe lobée et vésiculeuse beaucoup plus grosse que l'an précédent; elle est placée à l'extrémité postérieure du rein, sans qu'au binoculaire on puisse apercevoir aucune corrélation vasculaire avec le corps adipeux. Cependant, les corps adipo-lymphoïdes sont restés très petits.

Enfin les deux Crapauds restants sont maigres et tués après 6 mois; ils ont tous deux des greffes petites, présentant des traces de dégénérescence, fixées soit sur le rein, soit sur l'intestin. Les corps adipeux sont minuscules ce qui est dû au mauvais état général.

2me *Série.*

Le N° 188 All., opéré en décembre 1925, a, à cette époque, des excroissances nettes et de petits corps adipeux. Il est autopsié, en mars 1927, après 15 mois et a été pendant tout ce temps en excellent état de santé. Il possède deux greffes hypertrophiées, l'une sur la paroi musculaire, la 2me à la place normale du testicule sur le rein, accolée de plus au corps adipeux. Les corps adipeux sont restés petits et en tous points comparables à ceux d'un témoin,

tué au même moment. Dans ce cas encore, les connexions nécessaires semblent avoir été rétablies.

3me *Série*.

En janvier, j'ai opéré 15 Crapauds It. 5 sont morts assez rapidement après l'opération (1 ou 2 mois), sans donner de résultats valables.

Les 10 animaux restants se sont maintenus en parfait état de santé pendant 14 mois, jusqu'en mars 1927. Ils ont conservé leurs excroissances digitales très nettes, subissant à peine un léger fléchissement après l'opération.

Les Nos 247, 249, 253 avaient à l'autopsie une grosse greffe hypertrophiée fixée sur le rein, mais tout à fait en arrière, sans aucune relation avec le corps adipeux correspondant. Ces derniers organes étaient fortement hypertrophiés et blancs comme chez les castrats.

Le No 251 avait une petite greffe complètement encastrée dans la base du corps adipeux et sans rapport avec le rein. Les corps adipeux étaient cependant énormes et blanc rosé.

Les Nos 246, 256, 260 avaient tous trois de grosses greffes reprises en place normale, sur le rein, et collées à la base du corps adipeux. Il semble que toutes les connexions vasculaires entre testicules et corps adipeux devaient être rétablies. Cependant, les corps adipeux sont roses et très gros (moyens seulement, chez le No 256).

Les Nos 252, 257 ont de grosses greffes, ayant repris sur l'emplacement d'un testicule normal à la base du corps adipeux qui replie sur elles une ou deux de ses digitations. Dans ces deux cas, les corps adipeux sont petits et tout à fait analogues à ceux des Crapauds témoins. Les connexions nécessaires semblent donc avoir été rétablies.

Dans le No 248, la greffe est grosse et fixée sur la partie tout à fait postérieure du rein; les corps adipeux sont, ici encore, très petits malgré le bon état général de l'animal.

En résumé, sur 26 animaux appartenant à 3 races différentes, j'ai obtenu la reprise des greffes de testicules dans la région urogénitale, comme le montrent l'examen direct et le maintien des caractères sexuels secondaires.

Il convient de mettre d'abord à part 6 animaux malades, très

amaigris, dont les greffes étaient restées petites, les excroissances affaiblies et dont les corps jaunes, comme conséquence de cet état de dénutrition, n'ont présenté aucune hypertrophie, et 4 animaux morts trop tôt pour pouvoir donner un résultat utile.

Sur les 16 animaux, valables au point de vue des résultats, 10 ont présenté, malgré la greffe, des corps adipeux énormes, exacte-

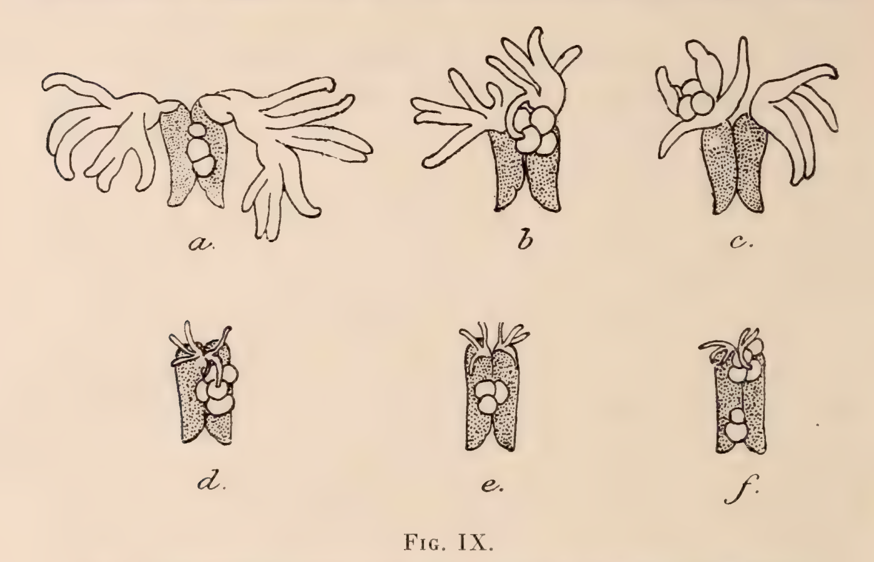


Fig. IX.

a, b, c, Hypertrophie des corps adipeux après greffes intrapéritonéales de testicule.
d, e, f, Cas où l'hypertrophie ne s'est pas produite, les connexions entre la greffe et le rein s'étant normalement rétablies.

ment comme chez des castrats, tandis que, chez les 6 autres, les corps adipeux sont restés petits comme chez des témoins (fig. IX).

Ces derniers cas sont tout à fait comparables aux 4 animaux chez lesquels K. Ponse a vu la non-hypertrophie ou la régression des corps jaunes être la conséquence de greffes de testicules dans la région urogénitale.

Considérons d'abord les 10 cas négatifs; tous ces animaux étaient en bonne santé, les greffes grosses et en bon état; dans 5 cas, la greffe était fixée sur le rein, sans relation avec les corps jaunes; dans 3 cas, la greffe était également fixée sur le rein, mais en même temps accolée au corps adipo-lymphoïde; dans 2 cas, enfin, la greffe était fixée exclusivement sur le corps adipeux lui-même, sans connexion avec le rein. Dans les deux dernières catégories de cas, où

la greffe est cependant en connexion avec le corps jaune, et même dans deux cas, exclusivement fixée sur lui, les corps adipeux se sont hypertrophiés des deux côtés exactement comme s'il ne s'était agi que d'une simple castration totale. Ces faits montrent bien que ce n'est pas de l'établissement de connexions directes entre les corps jaunes et le testicule que résulte l'action habituelle de ce dernier sur le premier. Il y a certainement établissement de corrélations vasculaires et lymphatiques entre les deux organes et l'on ne voit pas pour quelle raison, si l'action régulatrice du testicule dépendait de l'utilisation des graisses du corps jaune, cette utilisation n'aurait pas eu lieu dans ces cas où les connexions les plus favorables se trouvent établies.

En ce qui concerne les 6 animaux, chez lesquels la greffe de testicule a inhibé l'hypertrophie des corps jaunes, il convient tout d'abord de remarquer que cette proportion de cas positifs est très élevée et qu'on n'observe rien de pareil ni après castration totale, ni après greffe sous-cutanée de testicule. Il s'agit donc là de résultats qui sont indubitablement à mettre sur le compte de la greffe intrapéritonéale. Or, si dans quatre cas, la greffe avait des connexions établies à la fois avec le rein et le corps adipeux, dans les deux autres la greffe n'avait aucune relation avec le corps jaune et se trouvait fixée tout à fait à la partie postérieure du rein. Cependant, les corps jaunes étaient petits des deux côtés, ce qui montre bien, ici encore, que ce n'est pas d'un passage direct des graisses du corps jaune dans le testicule que résulte l'action régulatrice de ce dernier.

B. *Autogreffe testiculaire bilatérale* (*B. vulgaris*).

Cette opération s'effectue d'une manière identique à la greffe unilatérale, mais au lieu de greffer les testicules d'un seul côté, ces organes sont réimplantés sur place, directement.

1re *Série*.

2 Crapauds All., opérés en décembre 1925, possédaient tous deux, au moment de l'opération, des excroissances digitales très marquées et des corps adipeux tout à fait jaunes et assez petits. Le N° 183 meurt parasité, en septembre 1926; il est maigre, mais les excroissances tout à fait noires indiquent la reprise des greffes. A droite, la greffe est très grosse, tout entière encastrée dans le corps adipeux

et ne touchant pas le rein; à gauche, la greffe très grosse s'est fixée sur le rein dans la partie postérieure et n'a aucune relation avec le corps adipeux. Les deux corps sont énormes et blancs comme chez un castrat.

Le N° 184, tué en mars 1927 (après 15 mois), a hiverné en 1926-27 et ses excroissances sont tout à fait noires. A gauche, il a une petite greffe sur le rein dans la partie postérieure et une deuxième, très petite, sur une anse intestinale; à droite, une très grosse greffe se trouve sur le rein directement sous le corps adipeux. Les corps adipeux eux-mêmes sont petits, analogues à ceux d'un témoin; il semble, dans ce cas, que les greffes aient empêché l'hypertrophie des corps jaunes, grâce au rétablissement des connexions nécessaires.

2me *Série.*

En janvier 1926, j'opère de la même manière une série de 13 Crapauds italiens. 4 ont succombé assez rapidement après l'opération (2 à 3 mois) par suite de maladies, sans donner de résultats. Les 9 autres ont pu être conservés pendant 14 mois, jusqu'en mars 1927; les excroissances nettes indiquaient une bonne reprise des greffes.

Chez le N° 261, les greffes ont repris des deux côtés, elles sont très grosses; à droite, la greffe est sur le bas du rein, très loin du corps adipeux et sans relation avec lui; à gauche, au contraire, la greffe a repris tout à fait à la base de cet organe, en relation étroite avec lui. Les deux corps adipeux sont très petits, les relations semblent donc avoir été normalement rétablies.

N° 270. A droite, la greffe n'a pas repris, il n'en reste qu'un petit amas noirâtre sur le muscle; à gauche, elle est très grosse et a repris sur le rein, à la base du corps adipeux, qui s'est replié par dessus elle. Les corps adipeux sont moyens.

Nos 262, 267, 268. Chez ces trois animaux, les greffes ont repris des deux côtés, elles sont hypertrophiées et globuleuses. La greffe est fixée d'un côté dans le corps adipeux, enfoncée dans la masse et sans relation avec le rein; de l'autre côté, elle est fixée sur la vessie (N° 268) ou sur la paroi du corps (N° 267). Malgré leurs relations avec la greffe, les corps adipeux sont partout très gros et blancs, même pour le N° 267 qui était un animal amaigri, ne mangeant plus depuis plusieurs semaines.

Nos 264-266. Chez ces animaux en très bon état, les excroissances sont nettes, les greffes ont repris des deux côtés et sont hypertrophiées. A gauche et à droite, chez le No 266, à gauche seulement chez le No 264, la greffe est fixée en position normale sur le rein et en contact avec le corps adipeux; malgré cette position normale de la greffe, les corps adipeux sont, dans les 2 cas, fortement hypertrophiés. Enfin, les 2 derniers animaux sont très maigres au moment de l'autopsie, mais présentent tout de même des excroissances digitales nettes. Les greffes sont fixées sur le muscle, même sur le foie et aussi sur le rein en contact avec le corps adipeux. Les corps adipeux sont, dans les deux cas, restés très petits, mais il faut attribuer cet état à la maigreur de l'animal.

C. *Homogreffe intrapéritonéale de testicule (B. vulgaris).*

Cette opération a été pratiquée, en avril 1925, sur 9 animaux, dont 3 étaient castrés depuis un an et les 6 autres depuis 2 ou 3 ans. Ils présentaient tous, à ce moment, de très gros corps adipeux hypertrophiés et blancs rosés. La greffe a repris dans 5 cas seulement; ces animaux ont, en effet, montré dans le courant de l'automne 1925, une réapparition de leurs excroissances digitales. A l'autopsie, un an ou 18 mois après l'opération, on constate que les corps adipeux sont restés blancs et gros, malgré une reprise de la greffe en place sur le rein ou sur les corps adipeux eux-mêmes.

Il est à remarquer qu'un Crapaud châtré depuis trois ans présentait, lors de l'opération, en 1925, d'énormes corps adipeux remplissant toute la cavité du corps. Une deuxième opération, en juin 1926, a montré des corps adipeux dans le même état et une greffe bien reprise, encastrée dans l'un de ces organes, très volumineuse et d'un aspect vésiculeux. Cet animal a été opéré à nouveau, en juillet 1927; les corps adipeux sont toujours roses et volumineux, peut-être un peu moins qu'en 1925 et 1926; la greffe a quadruplé de volume; chaque fragment initial est encore reconnaissable mais est devenu énorme; l'aspect extérieur reste vésiculeux.

En résumé, sur 11 animaux ayant reçu des autogreffes intrapéritonéales bilatérales, 2 étaient très maigres et on ne peut pas faire état du faible développement de leurs corps adipeux.

Parmi les 9 autres, 6 ont conservé des corps jaunes énormes, très hypertrophiés, bien que, dans tous les cas, l'une des greffes,

ou même les deux aient contracté des relations étroites avec le corps adipeux. Chez 3 animaux, il y a une diminution ou une suppression de l'hypertrophie, les connexions s'étant toujours rétablies, au moins d'un côté, non seulement avec les corps adipeux, mais encore avec le rein. Il est certain qu'ici aussi, les greffes ont empêché l'hypertrophie des corps jaunes, mais on voit se dégager la même absence de rapport nécessaire entre cette action et la fixation du testicule sur le corps adipo-lymphoïde.

Enfin, dans 5 cas d'homogreffes, la greffe de testicule a été impuissante à faire régresser l'hypertrophie des corps jaunes, bien qu'ici encore, dans 3 cas, la greffe se soit fixée directement sur le corps adipeux.

Si maintenant, on cherche à dégager les résultats essentiels de ces expériences de greffe, on voit:

1° Que, dans aucun cas, la greffe sous-cutanée de testicule, même parfaitement reprise et capable de maintenir les caractères sexuels secondaires, n'a empêché l'hypertrophie des corps adipo-lymphoïdes, due à l'ablation des glandes génitales. C'est la preuve que l'action régulatrice du testicule sur le développement de ces organes n'est ni d'ordre hormonique, ni due à l'utilisation des graisses, par le moyen de la circulation générale.

2° Que la greffe intra-péritonéale, au niveau de la région uro-génitale, aboutit à des résultats inconstants; tantôt, elle ne change rien à l'hypertrophie des corps jaunes, et cela même si la greffe a contracté, avec ces derniers organes, des relations parfois exclusives. Tantôt, cette greffe empêche l'hypertrophie de se produire, la gonade greffée exerçant ici son action régulatrice *sur les corps jaunes des deux côtés*. Dans certains de ces cas, il n'y a aucune relation directe entre la gonade greffée et le corps adipeux, le greffon étant fixé à la partie postérieure du rein. Il semble que, dans ces deux cas, se soient trouvées rétablies des connexions spéciales, qui n'empruntent ni la voie de la circulation générale, (hormone, passage de graisses) ni la circulation locale (passage de graisses directement d'un organe à l'autre).

Nous nous trouvons donc en présence d'une double énigme: de quel ordre sont ces corrélations entre gonade et corps jaunes, dont l'existence n'est cependant pas douteuse ? Comment se fait-il que ces corrélations puissent s'exercer (en dehors de la voie circulatoire) *de la glande génitale d'un seul côté sur les corps jaunes des deux côtés?*

TROISIÈME PARTIE

TRANSPLANTATION DE CORPS ADIPEUX HORS DE LA RÉGION UROGÉNITALE

Les expériences relatées jusqu'à présent nous ont conduits aux conclusions suivantes: la glande génitale exerce une action régulatrice sur l'accumulation de graisses dans les corps jaunes; cette action n'est pas d'ordre hormonique. Elle ne consiste pas davantage dans une simple utilisation de la graisse de ces corps par la gonade. Elle est liée au maintien ou au rétablissement de connexions locales. L'examen des cas de greffe de testicule dans la région urogénitale nous a montré que ces connexions ne consistaient pas simplement dans l'existence de relations directes entre le corps adipeux et la gonade greffée. Qu'un testicule vienne à se fixer sur le rein, même dans la partie postérieure de cet organe, et cela peut suffire pour inhiber l'hypertrophie des corps jaunes des deux côtés. De semblables résultats conduisent à l'idée de corrélations nerveuses entre la glande génitale et les corps adipeux telles que de la gonade partiraient constamment des excitations qui, directement ou indirectement, retentiraient sur le métabolisme des corps adipeux des deux côtés. S'il en est bien ainsi, on peut prévoir que les corps jaunes sortis de la région urogénitale, par exemple greffés sur le dos, doivent échapper à cette action régulatrice et présenter un certain degré d'hypertrophie. De même, la greffe simultanée, sous la peau, d'un fragment de corps jaune et d'un morceau de testicule doit aboutir également aux mêmes résultats. Cette dernière série d'expériences sera particulièrement intéressante, puisqu'elle mettra en présence les deux organes, mais dans des conditions où leurs relations topographiques normales ne sont pas réalisées.

Chapitre V. — Autogreffe sous-cutanée de corps jaunes sur males castrés (*B. vulgaris*).

Ces expériences avaient été entreprises dans le but de voir si les corps jaunes, après castration, présentaient encore leur hypertro-

phie caractéristique, une fois transplantés dans une toute autre région du corps. Ces expériences devaient, en même temps, servir d'expériences témoins vis à vis de celles du chapitre suivant.

Au moment où j'opère la castration (suppression des testicules et des organes de Bidder), je prélève aux ciseaux la plus grande partie des corps adipeux. Les bases de ces organes sont laissées en place pour servir de point de comparaison. Les morceaux de corps adipeux prélevés sont coupés aseptiquement en menus fragments. J'ai pratiqué cette opération au printemps (avril et mai) A ce moment, les corps adipeux atteignent leur minimum de développement ou presque; les fragments greffés sont minuscules, la greffe ne faisant au début aucune saillie; il est dès lors facile de se rendre compte, par le simple examen extérieur, si les corps adipeux greffés reprennent et s'hypertrophient. Quelques greffes ont été faites en hiver.

1re *série.*

12 Crapauds G. ont subi cette opération en avril-mai 1925. Leurs corps adipeux se présentaient alors, dans tous les cas, comme de petits organes digités, atteignant 8 à 10 mm. dans leur plus grande longueur et très pauvres en graisse. 3 animaux sont morts rapidement d'hémorragies produites au cours de l'opération. Il est, en effet, difficile de prélever une grande partie des corps adipeux sans léser la veine cave, avec laquelle ils sont souvent en contact sur un parcours plus ou moins long.

Les Nos 99 et 97 meurent après 4 à 7 mois, ils sont maigres et les greffes invisibles. Les 7 animaux restants ont perdu, depuis juillet 1925, toute trace d'excroissances digitales, et celles-ci n'ont plus jamais réapparu dans aucun cas. Chez 3 d'entre eux, la greffe de tissu adipeux reprend et s'hypertrophie.

Le No 95, opéré en mai 1926, tué en juin 1926 (13 mois), présente une greffe nettement visible extérieurement, depuis septembre 1925. Elle grossit beaucoup jusqu'en décembre et continue à croître, mais un peu plus lentement, pendant l'hibernation; en février, elle atteint la taille d'un gros pois. L'autopsie montre dans l'abdomen les restes des corps adipeux très hypertrophiés, du type de ceux des castrats. Sur le dos, la greffe est enfermée dans un sac conjonctif très mince; les fragments qui la constituent sont soudés

en une seule masse rosée qui a tout à fait l'apparence de corps adipeux hypertrophiés de castrats, elle est seulement un peu plus rose, cela étant dû à une plus forte vascularisation.

Le N° 100, opéré en mai 1925, autopsié en avril 1926, présente une greffe visible extérieurement, depuis septembre 1925; elle augmente beaucoup au courant de l'hiver 1925-26 et atteint presque la taille de la greffe du N° 95. L'autopsie montre, dans l'abdomen, de gros restes de corps adipeux, fortement hypertrophiés. La greffe est contenue dans un sac conjonctif mince, tous les fragments greffés sont soudés en une masse blanc rosé, analogue à une partie du corps adipeux d'un castrat.

Le N° 93 est autopsié en avril 1926, après 16 mois. Sa greffe est restée invisible jusqu'au début de novembre 1925; elle s'accroît pendant l'hiver et, en février, elle est nettement visible (mais plus petite que dans les deux cas précédents). Puis elle diminue progressivement jusqu'à devenir minuscule, à peine visible; l'autopsie la montre sous forme d'un petit amas rouge, sans structure apparente de corps adipeux. Cependant les restes des corps adipeux, laissés en place dans l'abdomen, sont hypertrophiés et blancs comme chez les castrats. Ce cas de régression de la greffe, alors que toutes les conditions sont réunies pour provoquer son hypertrophie (castration), est probablement à mettre sur le compte des conditions anormales de nutrition, dues à la transplantation et se rapproche de certains cas rapportés dans le chapitre précédent.

Dans 4 autres cas, la greffe n'a pas repris, n'a jamais été visible extérieurement, bien qu'à l'autopsie les corps adipeux restés en place aient été trouvés hypertrophiés et que la castration n'ait été suivie d'aucune régénération de la gonade.

2me *série.*

3 Crapauds All. sont opérés, en décembre 1925; leurs corps adipeux sont, à ce moment, encore assez gros, mais tout à fait jaunes. Les greffes se mettent à grossir à partir de février 1926; lors de l'autopsie, après 15 mois (mars 1927), elles sont devenues énormes, beaucoup plus grosses que chez les Crapauds de la série précédente. Elles sont constituées par une seule masse, rattachée uniquement à la peau, contenue dans un sac conjonctif à parois minces. Leur structure est celle d'un corps adipeux, très hypertrophié, de cas-

trat. Les restes de corps adipeux dans l'abdomen sont aussi volumineux et blancs.

3me *série.*

En avril 1926, j'ai encore opéré 10 Crapauds G. que j'ai conservés pendant 12 mois. Lors de l'opération, les corps adipeux sont très petits dans tous les cas, et les fragments utilisés pour la greffe sont minuscules.

Quatre Crapauds ont une greffe peu distincte jusqu'en août; elle se met alors à grossir et est devenue très grosse au moment de l'autopsie (après 12 mois), un peu moins toutefois que chez les Crapauds de race allemande.

Cette greffe est contenue, dans tous les cas, dans un sac conjonctif à parois minces, rattaché à la peau, n'ayant qu'une ou deux fines adhérences avec le muscle sous-jacent. Des connexions vasculaires, bien visibles, se sont établies. La greffe est constituée par un amas blanc rosé de corps adipeux hypertrophié. Dans l'abdomen, ce qui reste des corps adipeux est également très hypertrophié.

Dans 5 cas, les animaux sont maigres; 2 d'entre eux sont parasités par des *Nematotænia*. Les restes de corps adipeux dans l'abdomen sont petits, les greffes ne sont pas visibles, elles sont réduites à de petits amas rougeâtres, en voie de disparition. Enfin, dans le dernier cas, la greffe était devenue le centre d'une sorte d'abcès.

En résumé: sur 25 animaux (de races G. et All.) autopsiés après un laps de temps variant de 11 à 16 mois, 10 présentent une hypertrophie très marquée de leurs greffes qui sont très visibles extérieurement, pouvant atteindre la taille d'un gros pois et composées d'un amas de corps adipeux blanc rosé, comparable à un corps adipeux de castrat. Dans l'abdomen, le fragment de corps adipeux resté est, de même, blanc et très hypertrophié. 11 animaux maigres ou malades présentent, dans l'abdomen, des corps adipeux petits ou moyens, blanc rosé et des greffes non visibles à l'extérieur que l'autopsie révèle être en voie de disparition. 3 animaux sont morts d'hémorragies opératoires; chez un animal, enfin, la greffe a été transformée en abcès.

S'il est ainsi établi que les corps adipeux, transplantés sous la peau, sont capables de continuer à vivre, même de s'hypertrophier, on peut se demander à quoi est due cette hypertrophie dans ces conditions nouvelles.

Les animaux étant castrés, l'expérience pourrait être interprétée, si elle était isolée, comme montrant que l'hypertrophie est due soit à une modification générale du métabolisme, suite de la castration, soit à ce que les graisses des corps jaunes ne sont plus utilisées par la glande génitale. Mais nous avons vu que ces deux interprétations sont contredites par les résultats négatifs, au point de vue de l'évolution des corps jaunes, fournis par les animaux ayant reçu soit des greffes sous-cutanées de testicule, soit des greffes intra-péritonéales directement implantées dans les corps adipo-lymphoïdes. Elles sont également en opposition avec l'hypertrophie qui se développe après castration unilatérale. On serait ainsi conduit à se demander si l'hypertrophie des corps jaunes transplantés sous la peau ne serait pas due à l'absence d'une innervation spécifique. Ce point sera développé après que nous aurons examiné les résultats des greffes sous-cutanées de tissus adipeux sur animaux normaux non castrés.

Chapitre VI. — Autogreffe sous-cutanée simultanée de corps adipo-lymphoïdes et de testicules après castration bilatérale complète.

Après avoir pratiqué la castration bilatérale, je greffe, sur le dos, les deux testicules et les corps adipeux coupés en menus morceaux, en ayant soin de placer sur chaque tranche de testicule un ou deux fragments de corps adipeux, pour faciliter un contact immédiat entre ces deux organes.

1re *série.*

Sur 27 Crapauds It. opérés en février 1926, qui tous, à ce moment là, présentaient des corps adipeux minuscules, 10 sont morts sans donner de résultats. Les 17 Crapauds restants se sont conservés en parfait état pendant 14 mois; ils ont hiberné et 15 d'entre eux présentèrent, en janvier 1927, des excroissances nettes et s'accouplèrent comme des ♂ normaux, ce qui montre la bonne reprise des greffes testiculaires. Les greffes, dans presque tous les cas, devinrent très visibles extérieurement, ayant subi une forte hypertrophie, qui s'est manifestée 4, 5 ou 6 mois après l'opération, la greffe pouvant atteindre la grosseur d'une noisette.

N° 285. ♂ It., opéré en février 1926. Il présente une disparition progressive des excroissances, jusqu'en juin, et celles-ci ne réapparaissent qu'en octobre. La greffe commence à croître beaucoup à partir de mai 1926; en juillet, elle est déjà énorme par comparaison avec les autres de la même série et, en mai 1927, elle a presque doublé de volume. C'est la plus grosse que j'aie obtenue (Pl.7, fig. 2). Ce crapaud a subi une deuxième opération, en mai 1927; les bases des corps adipeux restant dans l'abdomen sont grosses et très hypertrophiées. Sur le dos, la greffe est contenue dans une poche conjonctive assez épaisse, qui présente quelques adhérences avec le muscle, mais qui est surtout reliée à la peau. La poche contient une certaine quantité de liquide et une grosse masse compacte, dans laquelle il est facile de distinguer les fragments des deux organes. Les morceaux de testicule ont nettement augmenté de volume; ceux de corps adipeux, reconnaissables à leur couleur blanc-rosé, caractéristique des castrats, sont hypertrophiés. J'ai prélevé une partie de la greffe pour en faire l'étude histologique; actuellement l'animal est encore vivant et sa greffe tend à s'accroître de nouveau.

3 animaux, opérés en février 1926, sont comparables au précédent; leur greffe commence à s'accroître un peu plus tardivement (septembre 1926) et n'atteint pas un aussi grand développement (Pl.7, fig.1). L'autopsie, en mai 1927, montre, dans l'abdomen, des bases de corps adipeux hypertrophiés, blancs rosés, et, sur le dos, une greffe contenue dans un sac conjonctif; les fragments des deux organes sont soudés en une seule masse, mais se distinguent facilement les uns des autres, grâce à la couleur blanc rosé des corps adipeux qui sont très hypertrophiés. Les tranches de testicules ont aussi subi un accroissement de volume.

N° 292. Cet autre opéré présente aussi une forte régression des excroissances qui ont disparu en juin, pour réapparaître en septembre; la greffe, peu visible jusqu'à fin mai, s'accroît beaucoup à partir de ce moment et en novembre elle est énorme. Je pratique alors une opération de contrôle; dans l'abdomen, à gauche, il n'y a plus trace du corps adipeux qui doit avoir été prélevé en totalité; à droite, la base restante est fortement hypertrophiée et blanc rosé. Sur le dos, la greffe se présente sous la forme habituelle d'un sac constitué par une membrane conjonctive, résistante, assez épaisse, contenant un gros amas de corps adipeux blanc, hypertrophié,

au milieu duquel on peut reconnaître quelques fragments de testicule. L'animal est tué en mai 1927; le volume de la greffe n'a pas varié pendant l'hiver, mais l'autopsie montre un sac dont la paroi conjonctive est devenue transparente et à l'intérieur duquel il ne reste plus que 4 à 5 morceaux de testicule hypertrophiés, auxquels sont accolés de gros fragments de corps adipeux roses. Le reste de la cavité est rempli par du liquide. Le fragment de corps adipeux restant dans l'abdomen est un peu moins hypertrophié qu'en novembre.

Le N° 305 présente au moment de l'opération, en février 1926, des corps adipeux petits, mais blancs. En novembre 1926, ses excroissances sont noires et la greffe très grosse. Elle ne varie plus jusqu'en mai 1927. L'autopsie faite à ce moment montre des restes de corps adipeux roses et très gros dans l'abdomen, et sur le dos une grosse greffe dans un sac conjonctif. Les fragments de corps adipeux sont agglomérés en une masse blanc rosé, dans laquelle, macroscopiquement, on ne distingue plus que de minuscules fragments de testicule. Les N°s 302 et 307 montrent, en avril 1927, une absence totale des excroissances. Les greffes sont de dimensions moyennes ou grosses. L'autopsie montre, dans chaque cas, l'existence d'un sac conjonctif assez épais contenant une grande masse de corps adipeux blanc rosé et des fragments de testicule non hypertrophiés, noirâtres, en dégénérescence.

5 animaux présentent tous à l'autopsie, après 14 mois, des greffes plus ou moins grosses renfermées dans des sacs conjonctifs. Dans aucun cas, on ne peut distinguer macroscopiquement du tissu de corps jaune hypertrophié comme c'était le cas jusqu'ici. C'est par l'examen histologique seulement qu'on peut reconnaître, à l'intérieur de la greffe, des plages plus ou moins grandes de corps adipeux.

Les 4 animaux restants présentent, en avril 1927, des excroissances nettes; leurs greffes sont petites, peu visibles extérieurement. La membrane conjonctive qui les entoure est très mince. Les fragments des corps adipeux ne sont plus visibles et les fragments de testicule sont agglomérés en une masse lobée, noire par place, ce qui indique une dégénérescence plus ou moins avancée. Dans l'abdomen, il n'y a plus de trace de corps jaunes, ceux-ci ayant probablement été greffés en totalité. Seul, l'un des animaux en a encore de petits restes et, en plus, un reliquat d'organe de Bidder.

2me *série.*

Sur 8 crapauds de race G., opérés de la même manière en avril 1926, 2 seulement donnent des résultats valables.

Les Nos 311 et 318 ont été conservés pendant 12 mois, jusqu'en avril 1927. Ils ont hiverné et ont montré des excroissances nettes à partir d'octobre 1926. La greffe, d'abord invisible, se met à grossir en septembre jusqu'à atteindre la taille d'un pois en novembre et ne varie plus jusqu'en avril suivant. L'autopsie montre des greffes contenues dans des sacs conjonctifs à parois épaisses. Les fragments de corps adipeux sont nettement reconnaissables, grâce à leur couleur blanc rosé caractéristique, et fortement hypertrophiés. Les tranches de testicule ont, elles aussi, subi un accroissement de volume. Les bases de corps adipeux, restant dans l'abdomen, sont hypertrophiées.

Etude histologique des greffes sous-cutanées de testicules et de corps jaunes.

L'étude histologique de ces greffes mixtes montre, dans tous les cas, une limite nette entre les fragments des deux organes qui ont conservé leur structure normale et ne sont pas intriqués l'un dans l'autre bien que soudés entre eux (Pl. 7, fig. 4). Les greffes sont fortement vascularisées; il y a de nombreux vaisseaux, dont plusieurs à la limite des deux organes. Les zones testiculaires ont tout à fait l'apparence de greffes de testicule ordinaires, avec des canaux pleins de spermatozoïdes, en dégénérescence plus ou moins marquée, d'autres remplis d'éléments jeunes, d'autres enfin contenant un nombre variable d'ovocytes à différents degrés de développement. Les fragments de corps adipeux peuvent s'intercaler très profondément entre les masses testiculaires et sont souvent alors invisibles de l'extérieur. La grandeur des cellules adipeuses dans ces greffes est très variable. Dans les cas où, macroscopiquement, on voit nettement des masses blanc rosé de corps adipeux hypertrophiés, la taille des cellules qui les constituent est grande, variant de 50 à 70 μ et est de grandeur comparable à celle des cellules des bases des corps adipeux qui se sont hypertrophiés en place, dans l'abdomen. A côté de ces grandes cellules, on trouve toujours des nids, plus ou moins étendus, de cellules beaucoup

plus petites, dont quelques-unes n'ont que 10 μ et qui semblent être des centres de formation de nouveaux éléments. Dans les cas où, macroscopiquement, on ne pouvait distinguer dans la greffe des plages de corps adipeux, l'examen histologique en a toujours révélé, mais, dans certains cas, celles-ci sont très minimes. La taille des cellules est alors beaucoup plus petite, variant entre 20 et 50 μ; il y a de grandes régions à tout petits éléments jeunes et qui sont souvent localisées autour des vaisseaux sanguins.

L'hypertrophie des fragments de corps adipeux est donc due à la fois à une hypertrophie des cellules, par suite de l'accumulation de graisse et à une formation de nouveaux éléments, reconnaissables à leur petite taille et localisés surtout dans le voisinage des vaisseaux.

En résumé, sur 35 animaux opérés, 16 meurent sans donner de résultat valable. Les 19 animaux restants ont été conservés pendant 12 à 14 mois. Les reliquats de corps adipeux, dans l'abdomen, sont blancs rosés et hypertrophiés. Ils manquent chez quelques animaux où cet organe a été prélevé en totalité. Les greffes varient de grosseur, pouvant atteindre de très grandes dimensions; elles sont toujours enfermées dans un sac conjonctif plus ou moins épais.

Dans 8 cas, on peut reconnaître encore macroscopiquement, dans la greffe, les fragments des deux organes. Les morceaux de corps adipeux sont soudés en une masse blanc rosé et hypertrophiée tout à fait comparable à des corps adipeux de castrats. Les fragments testiculaires ont aussi subi une hypertrophie.

Dans 2 cas, la greffe est formée uniquement par une masse de corps adipeux, blanche et hypertrophiée, dans laquelle les parties testiculaires sont tout à fait réduites.

Dans 5 cas, on ne peut pas distinguer, macroscopiquement, de corps adipeux à la surface de la greffe. L'examen histologique a cependant montré dans tous les cas l'existence de plages plus ou moins grandes de tissu adipeux.

Dans 4 cas, la greffe est en dégénérescence, sans parties reconnaissables.

Le fait que les corps adipeux, sortis de leur région naturelle, s'hypertrophient, même lorsqu'ils sont greffés en mélange intime avec des fragments de testicule en plein développement, montre, cette fois d'une façon définitive, que l'hypothèse d'une utilisation des graisses par la gonade doit être écartée. Celle d'un trouble

général du métabolisme consécutif à la castration est également à rejeter, puisqu'ici il ne s'agit plus de castrats, mais de castrats ayant reçu des greffes actives de testicules.

Si, dans les expériences du chapitre précédent (greffes sous-cutanées de corps adipeux sur castrats), les corps jaunes greffés se sont hypertrophiés, ce n'est donc à coup sûr pour aucune de ces deux raisons, mais seulement par suite de leur changement de place, vraisemblablement de la suppression de leur innervation spécifique régulatrice. Le fait que l'hypertrophie des corps adipeux greffés est due à un changement de place sera directement démontré si nous constatons le même phénomène sur des animaux normaux non castrés.

Chapitre VII. — Greffe sous-cutanée de corps adipeux sur crapauds normaux.

Je prélève, à droite et à gauche, la plus grande partie des corps adipeux qui sont, au moment de l'opération (juin 1926), fort petits et je les greffe sur le dos sans toucher au reste de l'appareil génital.

11 crapauds (S.) ont été opérés de cette façon, en juin 1926, et conservés pendant 12 mois. Chez trois d'entre eux, la greffe, d'abord invisible, grandit et forme bientôt sous la peau du dos une petite saillie, puis une bosse particulièrement développée chez l'un d'eux. Cette hypertrophie des corps adipeux transplantés est d'autant plus remarquable qu'il s'agit d'animaux normaux *non castrés*; il n'existe donc aucune raison pour que ces corps adipeux s'hypertrophient, à l'exception du fait qu'ils ont été transplantés en dehors de leur emplacement normal. Pendant l'hivernation, les saillies constituées par les greffes allèrent en diminuant et finalement devinrent invisibles. Cet état de régression persista jusqu'au moment de l'autopsie (juin 1927); celle-ci permit de constater que la partie des corps adipeux laissée dans l'abdomen était aussi devenue très petite.

Chez 2 animaux, la greffe s'hypertrophie également en formant une bosse qui la rend bien visible extérieurement. L'un d'eux meurt en septembre 1926, l'autre conserve une greffe hypertrophiée, jusqu'en juin 1927, date à laquelle il est autopsié. La

valeur de ces résultats est un peu affaiblie par le fait que, dans les deux cas, les corps adipeux restés dans l'abdomen étaient anormalement gros et blanchâtres. Il est évident qu'ici des conditions de suralimentation sont venues masquer partiellement les résultats de la transplantation.

3 animaux, autopsiés en mars 1927, présentaient des corps adipeux abdominaux petits. Les greffes n'avaient à aucun moment été visibles extérieurement et avaient complètement dégénéré.

Enfin 4 animaux malades ne montraient non plus aucune reprise de leurs greffes de corps adipeux.

Il est malheureusement difficile de tirer des conclusions fermes de ces expériences dont un trop petit nombre a fourni des résultats valables et à l'abri de la critique.

Il n'en reste pas moins que, dans trois cas où les glandes génitales n'avaient pas été touchées, les fragments de corps jaunes transplantés ont présenté une hypertrophie caractéristique qui ne peut trouver sa raison d'être que dans le fait de la transplantation elle-même.

QUATRIÈME PARTIE

CASTRATION PARTIELLE ET LÉSIONS DU TESTICULE

Les expériences relatives à cette partie avaient surtout été faites pour essayer de pénétrer plus avant dans l'étude des corrélations entre corps jaunes et gonades, en se basant sur l'hypothèse de connexions vasculaires ou lymphatiques directes entre les deux organes. Bien que les résultats obtenus soient encore difficiles à interpréter, il m'a paru utile de les relater sommairement, me réservant de chercher à en dégager la signification la plus probable dans le chapitre consacré à la discussion des résultats.

Chapitre VIII. — Castration partielle.

Cette opération consiste à n'enlever qu'une partie de la gonade, pour voir s'il existe une certaine région du testicule ou de l'ovaire qui exerce sur le corps adipeux une action hypertrophiante particulièrement marquée. Chez le mâle, j'ai prélevé aux ciseaux soit les $^3/_4$ postérieurs du testicule, soit les $^3/_4$ antérieurs, en enlevant du même coup l'organe de Bidder. Chez la femelle, j'ai aussi prélevé la plus grande partie de l'ovaire, soit postérieure, soit antérieure, y compris dans ce cas l'organe de Bidder.

A. *Ablation des $^3/_4$ postérieurs du testicule (fig. X).*

Il reste, dans ce cas, une petite calotte de testicule de 1^{mm} à 2^{mm} de longueur, surmontée de l'organe de Bidder.

En mai 1925, j'opère de cette manière 10 mâles (S.); ils possèdent tous, à ce moment, des excroissances nettes et de très petits corps adipeux qui ne contiennent pas trace apparente de graisse; seul, le N° 126 en a d'assez gros.

2 d'entre eux meurent, en octobre et novembre, parasités par des *Nematotaenia*; les excroissances sont nettes, les reliquats

de testicule petits et les corps adipeux sont blancs et petits chez l'un, blancs et assez hypertrophiés chez l'autre.

Les huit animaux restants hivernent; ils conservent tous leurs excroissances, qui subissent seulement la variation saisonnière. L'autopsie a lieu après 10 mois, en mars 1926. 4 Crapauds présentent de gros corps adipeux hypertrophiés, blancs, comparables comme grosseur à ceux d'un castrat bilatéral. En outre, les calottes testiculaires restantes se sont beaucoup hypertrophiées, jusqu'à doubler de volume et même plus. 2 autres Crapauds sont

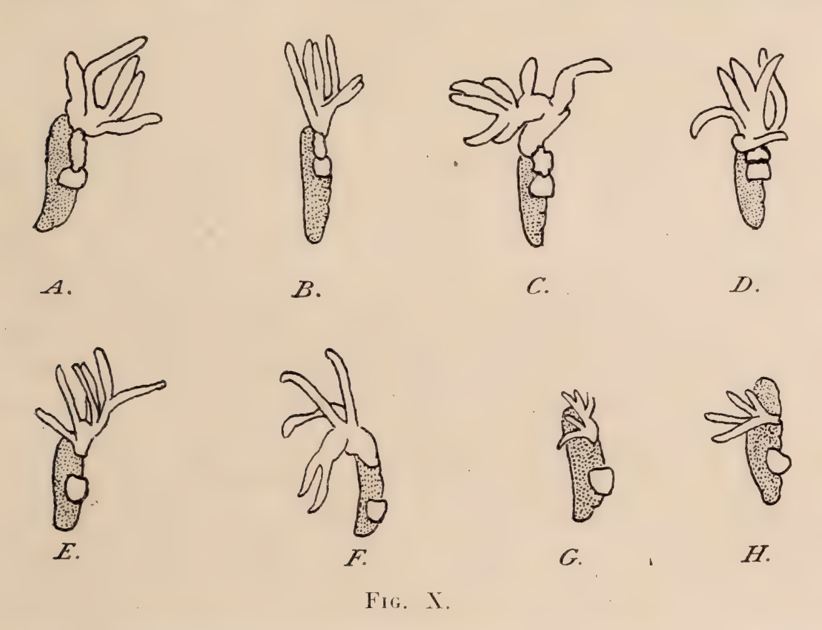


Fig. X.

A, *B*, *C*, *D*, Hypertrophie des corps jaunes, après ablation des 3/4 postérieurs du testicule, au bout de 10 mois.
E, *F*, *G*, *H*, Hypertrophie des corps jaunes, après ablation des 3/4 antérieurs du testicule et des organes de Bidder, au bout de 11 mois.

différents. Ils possèdent des restes de testicules hypertrophiés et des corps adipeux jaunes et petits. Les deux derniers, enfin, tombent malades de la « rouille », au printemps 1926; leurs excroissances sont peu nettes, les fragments de testicule restants ne sont presque pas hypertrophiés et les corps adipeux sont filiformes.

En résumé, sur 10 Crapauds (S.), un après 5 mois déjà et quatre après 10 mois ont montré une hypertrophie des corps adipeux, comparable en amplitude à celle des castrats unilatéraux. Le fragment

de testicule restant a subi, lui aussi, chez ces animaux une très forte hypertrophie qui peut le faire doubler de volume et même plus. Deux autres animaux présentent, par contre, des corps adipeux petits et jaunes à peine plus gros que ceux d'un Crapaud normal à cette saison, mais ils ont quand même des reliquats testiculaires très hypertrophiés. Enfin, trois animaux malades et amaigris perdent leurs excroissances digitales et ont, à l'autopsie, des corps adipeux filiformes ou très petits et des restes testiculaires peu hypertrophiés.

B. *Ablation des $^3/_4$ antérieurs des deux testicules et des organes de Bidder.*

Il ne reste plus alors qu'une petite calotte inférieure du testicule de 2^{mm} de hauteur environ et qui n'a plus aucune relation topographique avec le corps adipeux. Onze crapauds (S.) ont été opérés en mai 1925; au moment de l'opération, ils ont tous des corps adipeux très petits (sauf le N° 138 qui les a un peu plus gros et jaunes) et des excroissances nettes. Ils sont conservés pendant onze mois, hibernent pendant l'hiver 1925-1926 et sont autopsiés en mars ou avril 1926. Les N°s 138 et 140 présentent à l'autopsie, en mars 1926, des corps adipeux très hypertrophiés et blancs, analogues à ceux d'un castrat bilatéral et les reliquats testiculaires restants ont doublé de volume. Les N°s 134, 136, 137 ont des corps adipeux blancs et moyens, de grandeur comparable à celle de ces organes chez un castrat unilatéral, et des reliquats testiculaires très hypertrophiés. Les N°s 131, 132, 135 avaient des corps adipeux très petits et blancs et des restes testiculaires hypertrophiés. Le degré faible ou nul de l'hypertrophie ne peut être mis sur le compte de la maladie ou de l'amaigrissement, tous ces animaux s'étant maintenus en très bon état pendant toute l'année. Les trois derniers crapauds étaient malades et très maigres, leurs excroissances peu nettes; tous trois avaient des corps adipeux filiformes et des fragments testiculaires non hypertrophiés.

En résumé, dans cette série, l'hypertrophie est, en général, moins prononcée que dans les cas de castration partielle supprimant les $^3/_4$ postérieurs de chaque testicule (fig. X).

Elle est nulle dans trois cas, ce qui ne s'explique pas cependant par le mauvais état général de l'animal.

C. *Ablation de la partie postérieure de chaque ovaire.*

Il reste environ les $^3/_4$ antérieurs de chaque ovaire et les deux organes de Bidder. Cinq femelles (It.) sont opérées, en mai 1925; l'une d'entre elles meurt rapidement d'amibiase sans donner de résultats. Les quatre autres sont conservées pendant 10 mois et aucune, bien qu'elles aient toutes été accouplées, ne pondit au printemps 1926; elles furent autopsiées à la fin de mars. L'une d'elles avait présenté, en mai 1925, lors de l'opération, des ovaires vidés, de gros canaux de Müller, des corps adipeux petits et jaunes. En mars 1926, elle possède de gros canaux de Müller, des restes d'ovaires très gros, bourrés d'ovocytes pigmentés et des corps adipeux petits, analogues à ceux d'une femelle normale; les organes de Bidder sont minuscules. Les trois autres présentaient, lors de l'opération, en mai 1925, des ovaires petits, des canaux de Müller et des corps adipeux également très petits. Ce sont probablement des femelles immatures à en juger par la grosseur des canaux de Müller. Après 10 mois, en mars 1926, les fragments d'ovaire restants n'ont pas subi d'hypertrophie; les canaux de Müller sont encore grêles. Les corps adipeux sont petits dans deux cas et assez hypertrophiés dans le troisième.

D. *Ablation de la partie antérieure de chaque ovaire et des organes de Bidder.*

Il reste un fragment postérieur de chaque ovaire, sans relation immédiate avec le corps adipeux.

1re *série.*

5 femelles (G.) sont opérées en mai 1925; l'une meurt très rapidement, sans donner de résultats; les 4 dernières sont conservées pendant douze mois. Le N° 115 présente, au moment de l'opération, de gros ovaires contenant des ovocytes pigmentés, de gros canaux de Müller et des corps adipeux petits. A l'autopsie, en mars 1926, les fragments d'ovaires restants se sont beaucoup hypertrophiés, ils sont bourrés d'ovocytes pigmentés, les canaux de Müller sont très développés; les corps adipeux sont restés petits et jaunes comme ceux d'une femelle normale. Le N° 116 présente lors de l'opération, en mai 1925, des ovaires peu volumineux, non pigmentés, de petits canaux de Müller et des corps adipeux jaunes et petits. Après dix mois, cette femelle présente des

restes d'ovaires sans ovogenèse, des canaux de Müller grêles et des corps adipeux petits et blancs; il s'agit là d'une femelle immature. Le N° 118 montre, au moment de l'opération, de gros canaux de Müller, des ovaires vidés, de petits corps adipeux. A l'autopsie, en mars 1926, les restes d'ovaires sont volumineux, pleins d'ovocytes pigmentés, les canaux de Müller sont gros et les corps adipeux blancs et hypertrophiés. Le N° 119 présente, à l'opération, de gros

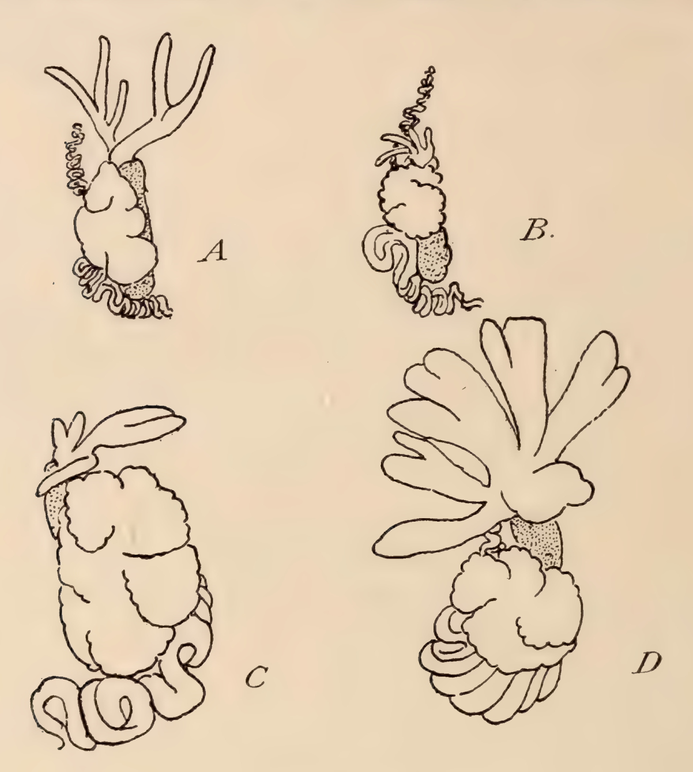


Fig. XI.

Hypertrophie des corps jaunes après castration partielle chez la ♀, au bout de 12 mois: *A*, *B*, ablation de la partie postérieure de chaque ovaire; *C*, *D*, ablation de la partie antérieure de chaque ovaire et des organes de Bidder.

canaux de Müller, des ovaires petits et de minuscules corps adipeux, presqu'invisibles. Lors de l'autopsie, au mois de mars suivant, les canaux de Müller sont gros, les restes d'ovaires gros, contenant des ovocytes pigmentés et les corps adipeux blancs et très volumineux.

2[me] *série.*

En octobre 1925, j'ai opéré deux femelles (S.). Toutes deux présentent, à l'opération, des ovaires en période d'ovogenèse, de gros canaux de Müller et des corps adipeux jaunes, assez volumineux. A l'autopsie, en mars 1926, les canaux de Müller sont grands dans les deux cas, mais, dans l'un, les restes d'ovaires sont gros à ovocytes pigmentés tandis que, dans l'autre, ils sont restés petits et sans pigment. Les corps adipeux sont hypertrophiés, mais ils ont gardé leur coloration jaune dans un cas.

Nous voyons donc que, chez les femelles, la castration partielle entraîne généralement une hypertrophie des corps adipeux (fig. XI). Celle-ci est beaucoup plus marquée dans les cas de castration partielle supprimant la partie supérieure de chaque ovaire et les organes de Biddei. Ceci est en contradiction avec ce qui se passe chez le Crapaud mâle; il faut toutefois tenir compte du petit nombre d'animaux que comportent ces séries et de la grande proportion de femelles présentant des ovaires immatures; la réaction des corps adipeux n'est vraisemblablement, dans ces cas, pas comparable à celle que des ovaires murs provoquent sur ces organes.

En résumé, les expériences d'ablation partielle n'apportent pas d'indications vraiment nettes permettant d'attribuer, tout spécialement, à une certaine région de la glande génitale, l'action exercée par cette dernière sur les corps jaunes.

Cependant, dans l'hypothèse où la graisse de ces organes serait utilisée directement par la gonade, en passant des premiers aux seconds par les vaisseaux sanguins ou lymphatiques, on devrait s'attendre à ce que l'ablation de la partie antérieure du tractus génital, en supprimant leurs corrélations anatomiques avec le reste de la gonade entraînât une hypertrophie des corps jaunes. Inversement, la destruction de la zone postérieure de la glande génitale ne devrait avoir aucun effet sur les corps jaunes, ou n'avoir qu'une action très limitée, puisque ces organes restent en connexion avec les organes de Bidder et une partie de la gonade fonctionnelle. Or, si, chez les femelles, l'hypertrophie du corps jaune paraît plus marquée après l'ablation des organes de Bidder et de la partie antérieure de l'ovaire, il a été rencontré un cas où cette hypertrophie était assez forte après suppression inverse de la partie postérieure de l'ovaire. Chez les mâles, la relation paraît être de sens opposé. C'est après suppression de la partie postérieure du

testicule que l'hypertrophie des corps jaunes est la plus constante, alors que ces organes ont conservé leurs relations topographiques et circulatoires avec le reste de la gonade. Enfin, sans qu'il y ait de relation nécessaire entre ces deux faits, c'est souvent quand le reliquat de testicule a augmenté, doublé de volume ou plus (par conséquent lorsqu'il devrait consommer le plus de graisse), que les corps jaunes sont le plus hypertrophiés.

Il semble donc que ces résultats sont tout à fait contraires à l'idée d'après laquelle la gonade utiliserait directement les réserves du corps adipeux et d'après laquelle l'hypertrophie de ces organes, après castration, serait simplement la conséquence du fait que ces réserves ne seraient plus utilisées. Cette conception simpliste doit être définitivement abandonnée.

Chapitre IX. — Lésions dans le testicule.

Ces expériences ont été entreprises dans le but de voir si l'action exercée par le testicule sur le corps adipeux se faisait au moyen de connexions vasculaires, lymphatiques ou nerveuses passant au travers du testicule, et si ces relations étaient plus importantes dans la partie supérieure ou inférieure du testicule. J'ai fait, pour cela, au bistouri, des sections transversales intéressant le testicule dans toute son épaisseur. L'organe, après l'opération, n'est plus constitué que par une suite de tranches n'ayant plus aucun rapport entre elles, mais restant toutes fixées au mésentère. Toutes ces expériences ont été faites sur *B. vulgaris*.

A. *Cinq ou six sections transversales réparties sur toute la longueur du testicule.*

Sur 9 Crapauds (Sal.) je pratique ainsi, en mai et juin 1925, cinq ou six lésions distantes l'une de l'autre de 1^{mm} environ. Un animal est tué en octobre; il est très maigre, avec des excroissances digitales peu nettes. Les corps adipeux sont blancs et petits, légèrement plus gros que chez les mâles normaux, les testicules sont petits et les différents fragments ne sont pas soudés les uns aux autres. Les 8 animaux restants hibernent pendant l'hiver 1925-1926. Deux Crapauds meurent en janvier pour des causes inconnues; ils ont tous deux des corps adipeux blancs de dimension moyenne et chez l'un d'eux les tranches de testicule sont soudées en formant une masse boursoufflée, tandis que l'autre animal a

des testicules formés de plusieurs nodules séparés. L'autopsie des autres opérés est pratiquée en mars 1926 (après 10 mois); 4 d'entre eux ont des corps adipeux blancs et hypertrophiés, d'un degré d'hypertrophie analogue à celui présenté par des castrats unilatéraux; les tranches de testicules se sont recollées en une seule masse de forme globuleuse où les sections sont encore visibles; chaque fragment a subi une hypertrophie notable. Un animal, en bon état pourtant, a des corps adipeux petits et des testicules d'une seule masse, analogues à ceux des animaux précédents. On peut peut-être rapprocher ce cas de ceux de certaines greffes péritonéales où le testicule ayant repris en place a renoué des connexions directes avec les reins et a empêché l'hypertrophie des corps adipeux. Enfin le dernier animal est maigre et a des corps adipeux filiformes.

En résumé, sur 9 animaux, 7 ont des corps adipeux plus ou moins hypertrophiés et des testicules recollés en une masse boursoufflée, où les traces de lésions se voient encore. Un animal présente des corps adipeux petits, bien qu'il soit en bon état; il est peut-être à rapprocher de certains cas de greffes péritonéales. Un animal est maigre, malade, et a des corps adipeux petits.

B. *Deux lésions dans la partie antérieure de chaque testicule.*

1re *série.*

Sur 5 mâles (G.), j'ai fait deux sections dans le haut du testicule à peu de distance l'une de l'autre, en juin 1925. Deux de ces animaux meurent en octobre 1925; ils sont très maigres, leurs excroissances digitales sont peu nettes, leurs corps adipeux blancs, moyens dans un cas, petits dans l'autre. Les cicatrices des sections sont nettes et les fragments de testicules peu adhérents les uns avec les autres et pas du tout hypertrophiés. Les 3 autres hivernent et sont autopsiés en mars 1926. Ils ont des excroissances nettes, des testicules recollés, mais où les traces des sections sont encore visibles, sous forme d'étranglements; les corps adipeux sont blancs, très hypertrophiés dans deux cas et seulement un peu dans le dernier.

2me *série.*

J'ai pratiqué cette opération sur une nouvelle série de Crapauds (Sal.), en avril 1926; 2 sont morts rapidement, ils ont des corps adipeux petits et des fragments de testicules non

soudés. Les autres hibernent; 3 d'entre eux ont été réopérés, en novembre 1926; ils présentent à ce moment des corps adipeux roses et hypertrophiés, de gros testicules où les lésions sont encore visibles dans la partie antérieure. Ils sont autopsiés en mars; les testicules sont dans le même état qu'en novembre, les corps adipeux ont continué à s'hypertrophier et sont devenus très gros dans un cas; dans les deux autres cas, au contraire, ils ont subi une régression assez marquée. Trois autres animaux, réopérés en mars 1926, sont en très bon état de santé; les testicules ne présentent plus que de vagues cicatrices et la boursouflure est peu marquée. Les corps adipeux sont, dans les trois cas, petits et blancs, toutefois un peu plus gros que chez un Crapaud (Sal.) témoin. Les deux derniers Crapauds sont maigres et ont des corps adipeux filiformes.

En résumé, sur 15 Crapauds (Sal.) opérés, 9 sont en tout à fait bon état un an après l'opération; 6 d'entre eux présentent des corps adipeux plus ou moins hypertrophiés, l'hypertrophie étant d'une amplitude un peu plus faible que chez les castrats unilatéraux. Dans deux cas, cette hypertrophie régresse au cours de l'hibernation. Le testicule présente toujours des cicatrices nettes et une légère boursoufflure de la partie antérieure. Dans trois cas, les corps adipeux sont non hypertrophiés. Les 6 animaux restants sont maigres et malades, ou meurent trop tôt et ont tous des corps adipeux petits.

C. *Deux lésions dans la partie postérieure de chaque testicule.*

1re *série.*

5 Crapauds (G). sont opérés, en juin 1925; ils ont tous à ce moment là des excroissances digitales nettes et des corps adipeux petits. L'un meurt d'ulcérations, en novembre 1925. Il présente des corps adipeux petits et les traces des lésions sont nettes sur les testicules. Les quatre autres sont autopsiés en mars 1926 (dix mois), après hibernation. Dans tous les cas, les fragments de testicules sont soudés, mais la trace des lésions est encore nette. Les corps adipeux sont blancs, moyens dans trois cas et petits dans le dernier.

2me *série.*

En avril 1926, j'opère de la même manière une série de 9 Crapauds (S.). Les Nos 246 et 350 subissent une réopé-

ration, en novembre 1925; ils présentent tous deux des corps adipeux roses et assez hypertrophiés; ceux-ci subissent une légère régression au cours de l'hiver et en mars 1926, lors de l'autopsie, ils sont plus petits et moyennement hypertrophiés, mais plus gros

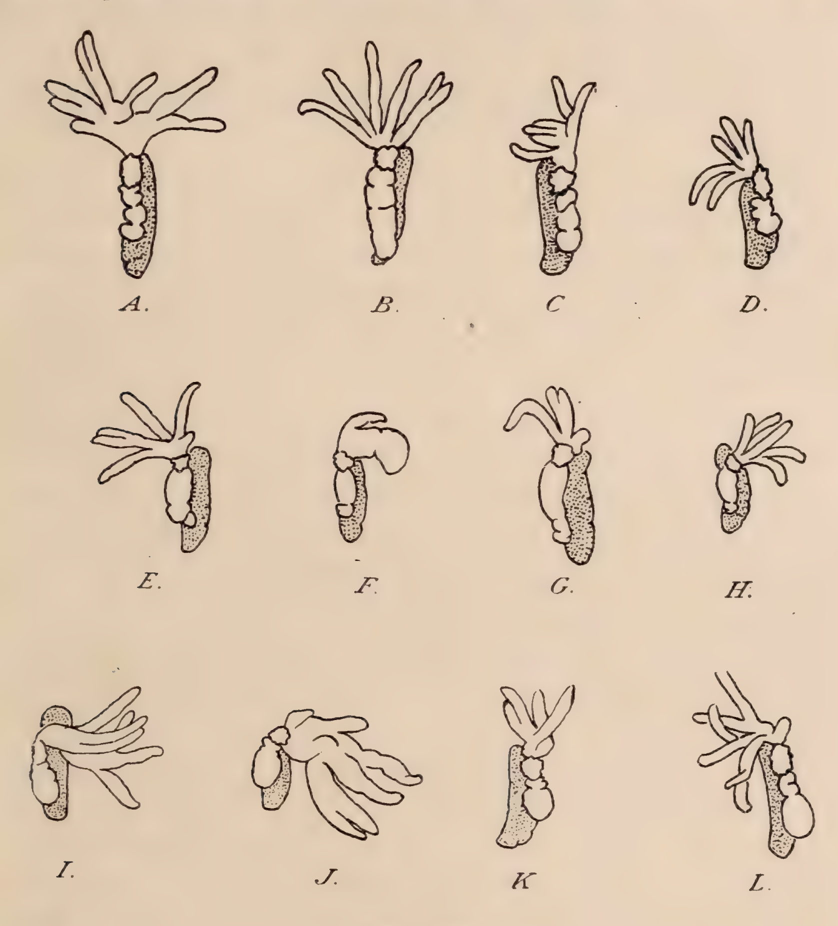


Fig. XII.

Hypertrophie des corps adipeux, après lésions du testicule, au bout de 9 à 11 mois: *A*, *B*, *C*, *D*, 5 ou 6 sections transversales réparties sur toute la longueur du testicule; *E*, *F*, *G*, *H*, 2 lésions dans la partie postérieure de chaque testicule; *I*, *J*, *K*, *L*, 2 lésions dans la partie antérieure de chaque testicule.

que chez un témoin. Le N° 348 présente à l'autopsie, en mars, de gros testicules avec deux étranglements dans le bas qui sont les cicatrices des lésions et de gros corps adipeux. Quatre autres

Crapauds ont, à l'autopsie, des corps adipeux moyens, blancs, et de gros testicules, où se voient encore les cicatrices des lésions; les deux derniers, enfin, sont maigres et ont des corps adipeux filiformes.

En résumé, sur 14 animaux opérés: dans un cas, les corps adipeux sont très hypertrophiés; dans sept cas, ils sont moyens; dans deux cas, ils sont gros, puis subissent une régression au cours de l'hiver, devenant moyens; dans un cas ils sont restés petits; enfin, trois animaux maigres et malades ont conservé des corps jaunes petits et filiformes.

La comparaison des trois séries d'expériences (fig. XII), montre que de simples lésions des testicules sans extirpation, qui ne changent pas la position des organes, mais interrompent nécessairement la continuité de leurs vaisseaux et de leurs nerfs, ont très généralement pour conséquence une hypertrophie des corps jaunes comparable à celle qui suit la castration unilatérale. Cette hypertrophie paraît moins marquée lorsque les lésions portent sur la partie postérieure du testicule, au lieu d'être réparties sur toute sa longueur ou localisées à sa zone antérieure. On pourrait en conclure que c'est surtout la partie antérieure de l'organe qui est en rapport avec l'hypertrophie des corps jaunes, mais cette conclusion est en opposition avec celle fournie par les expériences de castration partielle. Il ne faut, d'ailleurs, pas perdre de vue que les dimensions des corps jaunes dépendent de trop de facteurs (nourriture, température, maladies, races) pour que la mesure du degré de l'hypertrophie puisse donner des résultats toujours comparables d'un cas à l'autre. Une loi ne pourrait se dégager que de moyennes portant sur des nombres considérables d'expériences, nécessitant un effort disproportionné avec l'intérêt du sujet.

Il convient donc ici de ne retenir que le fait le plus général. De même que la castration unilatérale agit sur les deux corps jaunes, de même que les castrations partielles retentissent également sur ces organes, de même de simples lésions du testicule suffisent à y déterminer une hypertrophie de degré moyen, mais presque constante. Il semble donc que si les sections transversales de la glande génitale mâle, pratiquées en n'importe quel point, retentissent sur les corps jaunes, ce ne peut être que parce que ces opérations entraînent la rupture de corrélations nerveuses ou vasculaires, car l'évolution de l'organe n'est certainement que peu touchée par ces interventions.

Les cas où l'hypertrophie primitive est suivie de régression s'expliquent, peut-être, par le rétablissement précoce de ces corrélations, consécutif au réaccolement des fragments testiculaires.

Appendice.

Evolution intersexuée des greffons et régénérats de testicules.

Au cours de ce travail, presque toutes les greffes de testicules faites sous la peau et dans la cavité générale, ainsi que les régénérats apparus après des castrations restées incomplètes, ont été étudiés histologiquement. Il serait fastidieux d'exposer en détail les résultats de cet examen, mais je veux mettre particulièrement en évidence les phénomènes d'intersexualité que j'y ai rencontrés et qui viennent confirmer et compléter les observations antérieures.

L'apparition d'ovocytes dans les régénérats de testicules a été signalée pour la première fois, semble-t-il, par Meyns (1910-1912), sur la Grenouille. Ce phénomène a été retrouvé par K. Ponse, sur le Crapaud, non seulement dans les régénérats de testicules, mais aussi dans les greffes de cet organe. La véritable signification biologique de ce fait curieux a été dégagée par E. Guyénot et K. Ponse (1923), qui l'ont considéré comme ayant la valeur d'un cas d'intersexualité phénotypique de la gonade. Ces auteurs ont rapproché cette double possibilité d'évolution du testicule — alors que l'on ne rencontre jamais rien de comparable dans les régénérats ou greffes d'ovaires — de la bipotentialité sexuelle des mâles de Batraciens. L'intersexualité phénotypique apparaît ainsi comme liée à la constitution génétique, mais déclanchée par les conditions générales du métabolisme de la gonade. Comme E. Guyénot et K. Ponse (1927) l'ont récemment signalé, ce cas des Batraciens où c'est le mâle qui est digamétique et dont le testicule fournit l'évolution intersexuée, a trouvé depuis sa réplique dans le cas des Oiseaux (Poules) où c'est inversement la femelle qui est digamétique et, corrélativement, l'ovaire qui fournit de l'intersexualité phénotypique, tandis que le testicule ne donne rien de semblable.

Le phénomène d'évolution intersexuée dans les greffes de testicules a été revu par E. Welti qui l'a confirmé sur une grande

échelle et je puis moi-même apporter à l'appui de ces constatations mes propres résultats :

1. *Greffes sous-cutanées de testicules chez le Crapaud.*

Toutes les greffes examinées (au nombre de 18) sont extérieurement limitées par l'albuginée qui est intimément soudée au tissu dermique dans la région de fixation. Les canalicules, souvent plus gros que normalement, contiennent des spermatozoïdes mûrs, libres, qui sont le siège d'une forte dégénérescence, liée au fait qu'ils n'ont pu être évacués. C'est surtout au centre de la greffe que la dégénérescence est la plus marquée.

Dans tous les cas, il y a une ovogenèse intracanaliculaire très prononcée, sous forme de nids de gros ovocytes atteignant 150 μ de diamètre et qui tendent à remplir toute la lumière du canalicule. Ces éléments sont pressés les uns contre les autres, prenant des formes polyédriques irrégulières. Dans certaines greffes, presque tous les canalicules sont bourrés d'ovocytes. Dans tous les canalicules où l'ovogénèse est faible, on observe, à la périphérie, des éléments jeunes, entre lesquels on peut voir quelques cellules germinales primordiales, en voie de transformation directe en ovocytes. La présence de nombreux éléments jeunes, en voie de prolifération, témoigne de la vitalité de la greffe, malgré son éloignement du corps adipeux et souligne le résultat expérimental montrant que ce n'est pas en utilisant directement les réserves de ces organes que la gonade en régularise le fonctionnement.

2. *Greffes intrapéritonéales de testicules chez le Crapaud.*

Les greffons, très semblables à ceux qui se sont fixés sous la peau, présentent ici encore, dans tous les cas examinés (au nombre de dix), une ovogénèse souvent très importante, les ovocytes atteignant un diamètre de 170 μ, supérieur à celui des ovocytes dans la greffe sous-cutanée. Les plus gros d'entre eux sont souvent frappés de dégénérescence, si bien qu'il peut ne plus rester, dans la lumière du canal distendu, qu'une masse résiduelle éosinophile.

Lorsque la greffe est implantée sur le corps jaune, il s'établit des connexions vasculaires entre les deux organes et nous avons vu que, malgré cela, l'hypertrophie des corps adipeux ne régresse pas.

3. *Régénérats de testicules chez le Triton.*

Ces régénérats frappent par leur architecture atypique, en ce sens que la séparation normale entre les lobes à spermatozoïdes et les lobes à spermatogonies devient ici indistincte. Dans la plupart des cas, on observe, en effet, des nids de spermatogonies au milieu des cryptes à spermatozoïdes. Dans certaines ampoules même, on observe à la fois des spermatogonies à différents stades et des faisceaux de spermatozoïdes.

Dans tous ces régénérats, j'ai en outre, comme chez le Crapaud, observé de l'ovogenèse, mais cette manifestation de l'intersexualité est ici beaucoup plus localisée à certaines plages que chez les Anoures. Elle se présente sous forme de petits ovocytes de 100 μ, isolés les uns des autres, rarement groupés par deux ou trois (Pl. 7, fig. 5, 6 et 7). Ces éléments sont toujours localisés dans les ampoules à spermatozoïdes, surtout dans celles où il y a de la dégénérescence. Dans quelques rares cas, ces ovocytes sont beaucoup plus gros, atteignant jusqu'à 150 μ de diamètre et groupés au nombre de six ou sept, serrés les uns contre les autres en masses irrégulières, pouvant remplir complètement les ampoules testiculaires. C'est, je crois, la première fois que cette intersexualité phénotypique de la gonade mâle est signalée chez les Urodèles, ce qui permet d'étendre à l'ensemble des Batraciens les constatations faites dans le groupe des Anoures. En même temps que moi, De Beaumont a constaté son existence dans les greffes de testicules (De Beaumont et Du Bois, 1927).

DISCUSSION DES RÉSULTATS.

Il n'est pas douteux que la quantité de graisse contenue dans les corps jaunes, par suite le degré d'hypertrophie ou de réduction de ces organes, sont sous la dépendance étroite des conditions générales de nutrition. Chaque fois qu'un animal est amaigri, malade, ses corps adipeux sont, en toutes circonstances, très réduits; par contre, une alimentation trop riche entraîne toujours un certain degré d'adiposité et par suite une hypertrophie des corps jaunes. Ce sont, sans doute, les variations dans l'alimentation,

dans la température extérieure (hibernation) qui règlent avant tout le cycle saisonnier présenté par le développement des corps adipeux. La graisse, emmagasinée dans ces organes, est donc, en cas de besoin, utilisée pour la nutrition générale de l'organisme.

Mais, si les corps adipeux sont en quelque sorte un réactif de l'état du métabolisme des aliments énergétiques, ils dépendent d'autre part étroitement de la glande génitale qui exerce sur eux une action régulatrice constante. C'est ce que mettent hors de doute les expériences de castration bilatérale qui sont toujours suivies d'un hypertrophie considérable des corps jaunes, ceux-ci pouvant avec le temps remplir toute la cavité abdominale. Ces résultats posent le problème des corrélations entre le corps adipeux et la gonade. Quelle est la nature de ces corrélations ?

La solution qui vient le plus naturellement à l'esprit consisterait à penser que l'hypertrophie des corps adipeux n'est qu'une manifestation locale d'une tendance générale à l'adiposité, due à une action banale de la castration sur le métabolisme des graisses. On sait, en effet, que les castrats présentent, d'une façon très générale, une tendance marquée à l'engraissement. Cette première interprétation paraît, au premier abord, confirmée par les greffes sous-cutanées de corps adipeux sur castrats, où nous voyons ces greffons s'hypertrophier dans leur nouvel emplacement, comme le font d'ailleurs les parties de corps jaunes restées en place, ce qui semble indiquer que ces organes ne font qu'accumuler, où qu'ils se trouvent, l'excès de graisse, dû à un ralentissement de l'activité et de la nutrition des animaux. Nous verrons plus loin que ces expériences sont cependant justifiables d'une autre interprétation. Par contre, il existe une foule de faits qui montrent nettement que ce n'est pas à un schéma aussi simple que se ramènent les corrélations entre la glande génitale et le corps adipeux. Ce sont tous les cas dans lesquels les animaux ne sont pas des castrats et où cependant les corps adipeux s'hypertrophient. C'est ainsi que jamais la greffe sous-cutanée de testicules, même suivie d'un maintien parfait des caractères sexuels secondaires, n'a empêché l'hypertrophie des corps jaunes qui se produit comme s'il s'agissait de castrats vrais, parce que les testicules ne se trouvent plus à leur place normale dans la région urogénitale. De même, les greffes intrapéritonéales de testicules peuvent, même si elles sont implantées dans les corps jaunes, ne pas modifier l'hypertrophie de ces organes parce que les

testicules ont été d'abord retirés de leur emplacement normal. De même, l'ablation du testicule ou de l'ovaire d'un seul côté, alors que la gonade de l'autre côté s'hypertrophie et maintient parfaitement tous les caractères sexuels secondaires, suffit pour déterminer une hypertrophie constante des corps jaunes qui est seulement moins forte que dans le cas de la castration totale et qui est due à ce que l'un des testicules a été séparé de ses connexions naturelles. Enfin, les ablations partielles des testicules ou même de simples lésions de ces organes suffisent souvent à entraîner un certain degré d'hypertrophie des corps jaunes. Il semble que l'on ne puisse pas toucher à la gonade, modifier d'une façon quelconque ses corrélations topographiques avec le rein sans entraîner en même temps l'hypertrophie des corps adipo-lymphoïdes. Dans toutes ces expériences, il ne s'agit pas d'animaux réellement privés de glandes génitales; nous pouvons donc rejeter l'interprétation envisagée d'une hypertrophie des corps jaunes, due à une simple perturbation du métabolisme général par la castration.

Une deuxième hypothèse consisterait à admettre que normalement la glande génitale utilise les graisses contenues dans les corps jaunes, soit par la voie de la circulation générale (comme le glycogène du foie est mis en circulation sous forme de glucose dans le sang), soit plus directement par des voies circulatoires locales, sanguines ou lymphatiques. L'hypertrophie, après castration, résulterait du fait que les graisses, n'étant plus utilisées, s'accumuleraient indéfiniment dans les corps jaunes. Mais cette interprétation simple est formellement contredite par les faits. Les ablations partielles de testicules portant sur la partie postérieure de l'organe et laissant en place l'organe de Bidder et le tiers antérieur du testicule, en parfaite continuité avec les corps jaunes, sont quand même suivies d'hypertrophie de ces derniers organes. Déjà K. Ponse avait noté que l'hypertrophie se produit quand on a enlevé les testicules seulement, en laissant en place les organes de Bidder (en connexion avec les corps jaunes), soit au contraire quand on a laissé en place les testicules et enlevé les organes de Bidder seulement. De même, la castration unilatérale est suivie de l'hypertrophie des corps jaunes, bien que le testicule restant devienne lui-même très gros et soit très suffisant pour utiliser — selon l'hypothèse invoquée — la majeure partie des graisses. De même, les greffes sous-cutanées de testicules n'entraînent jamais la réduction

de l'hypertrophie. On pourrait objecter que, dans ce cas, cela est dû à ce que le transport des graisses ne se fait pas par la circulation générale. Mais que penser alors des greffes intrapéritonéales de testicules, implantées directement sur les corps jaunes et qui ne modifient en rien leur hypertrophie ?

Comment comprendre que dans les greffes sous-cutanées de corps adipeux mélangés à des fragments de testicules, les corps adipeux greffés s'hypertrophient, alors qu'ils sont intimément soudés aux fragments testiculaires et que ceux-ci grossissent et évoluent ? C'est donc qu'ils n'utilisent aucunement les graisses des fragments de corps adipeux auxquels ils se trouvent certainement reliés par voie sanguine.

Comment comprendre enfin que la castration unilatérale soit suivie d'une modification bilatérale des corps jaunes, alors que le corps adipeux du côté non opéré a conservé toutes ses corrélations avec le testicule du même côté et que ce dernier non seulement persiste, mais présente une hypertrophie compensatrice ? Pourquoi le corps jaune, auquel il est soudé, ne régresserait-il pas, si cette régression ne dépendait que d'une utilisation directe des graisses par la glande génitale ?

Une troisième hypothèse, en accord avec ce que nous savons du mode d'action des glandes génitales sur le reste de l'organisme, consisterait à admettre que normalement le testicule règle, par voie hormonique, l'accumulation des graisses dans les corps jaunes. Mais il suffit de penser aux nombreux cas de greffes sous-cutanées de testicules, de greffes sous-cutanées de testicules et de corps adipeux, dans lesquels le greffon suffit à maintenir, ou à faire réapparaître chez le castrat, les caractères sexuels secondaires sans modifier en rien l'hypertrophie des corps jaunes, pour se rendre compte qu'il ne s'agit nullement ici d'une corrélation d'ordre hormonique.

Nous avons dû rejeter successivement les trois interprétations qui paraissaient, *à priori*, être les plus naturelles. L'hypertrophie des corps adipeux qui suit la castration bilatérale ou unilatérale, la castration partielle ou de simples lésions du testicule ne dépend ni d'une modification générale du métabolisme, ni d'une utilisation de ses graisses par la gonade, ni d'une action d'ordre hormonique exercée normalement par la glande génitale. Pour serrer de plus près ce problème, il convient d'avoir à l'esprit trois ordres de faits :

1° L'hypertrophie se produit après diverses interventions pratiquées sur les glandes génitales (castrations totale, partielle, lésions).

2° Cette hypertrophie affecte toujours symétriquement les deux corps jaunes, elle est donc bilatérale, même si l'intervention qui l'a fait apparaître est unilatérale (castration unilatérale p. ex.).

3° Si les greffes de testicules sous la peau n'ont aucune action sur l'hypertrophie des corps jaunes, les greffes de testicules intra-péritonéales peuvent supprimer l'hypertrophie des corps adipeux des deux côtés, si elles satisfont à certaines conditions. La condition essentielle est que le greffon ait récupéré des connexions avec le rein. Jamais, en effet, les greffes de testicules fixées, chez le Crapaud, sur les corps adipo-lymphoïdes, n'ont exercé aucune action sur l'hypertrophie de ces organes. De même, chez le Triton, tous les régénérats de testicule, si gros soient-ils, qui se sont fixés sur le poumon, sont à ce point de vue totalement inefficaces. Seuls peuvent être actifs les régénérats qui sont restés en connexion avec le rein.

Cependant, toutes les greffes fixées sur le rein n'entraînent pas le maintien de l'état normal du corps adipeux. Sur les neuf cas de ce genre, observés chez le Crapaud (six cas de greffes unilatérales, trois de greffes bilatérales) les greffons se trouvaient à la fois fixés sur le rein et en connexion avec le tissu adipeux dans sept cas, fixés sur la partie postérieure du rein et sans rapport avec le tissu adipeux dans deux cas. De quelle nature peuvent être les connexions inconnues entre la gonade et le rein dont la lésion ou la suppression détermine l'hypertrophie des corps jaunes, tandis que leur rétablissement entraîne soit le maintien de l'état normal de ces organes, soit la régression d'une hypertrophie déjà établie (K. Ponse) ? A quelle sorte de relation anatomique peut-on penser en tenant compte de ce fait qu'une lésion unilatérale entraîne une hypertrophie bilatérale, tandis qu'un rétablissement unilatéral de ces connexions supprime l'hypertrophie des deux côtés ?

Ces relations entre le rein et la glande génitale ne peuvent être, semble-t-il, que de deux ordres, vasculaires ou nerveuses. Or il est bien certain que, dans tous les cas où la greffe est fixée sur le rein, elle reçoit sa vascularisation de cet organe et cependant, dans ce cas, elle n'est pas toujours efficace. D'ailleurs, dans tous les cas de greffes ou de régénérats fixés sur les corps jaunes, sur le poumon,

sous la peau, il y a nécessairement vascularisation du greffon et celui-ci reste complètement inactif vis-à-vis des corps adipeux. On comprend, au contraire, que des relations nerveuses ne soient pas toujours rétablies, ni rétablies d'une façon suffisante et adéquate. Le raisonnement conduit ainsi à l'hypothèse de relations d'ordre nerveux entre le corps jaune et la gonade, par l'intermédiaire de la région rénale, dont la suppression ou l'altération entraîneraient l'hypertrophie des corps jaunes.

Il est vrai que cette interprétation n'a pas pu être vérifiée par des expériences directes de destruction des voies nerveuses invoquées ou de centres nerveux situés dans la région urogénitale parce que l'on se heurte ici à la fois à une connaissance insuffisante de l'anatomie du système nerveux dans cette région et à des difficultés d'ordre opératoire presque insurmontables. Toutefois, cette interprétation se présente, par exclusion, comme correspondant à une nécessité logique.

Il est probable que les corps jaunes reçoivent une innervation sympathique, exerçant normalement une action inhibitrice (donc régulatrice) sur l'accumulation des graisses dans leurs cellules. Ces fibres nerveuses pourraient provenir de centres, tels que les amas ganglionnaires situés à la face postérieure du rein, et réunis par des anastomoses transversales dont l'existence expliquerait la nature bilatérale de cette action régulatrice. Ces centres pourraient recevoir normalement des excitations, apportées par des fibres provenant des glandes génitales des deux côtés et déclanchant l'action inhibitrice. La suppression des deux gonades ou d'une seule, les lésions étendues de ces gonades (castration partielle, sections multiples du testicule), causant la suppression ou l'altération de ces voies nerveuses centripètes capables de déclancher l'action inhibitrice, entraîneraient l'hypertrophie des corps adipeux. On comprend que, si cette hypothèse est exacte, les greffes de testicules n'ont de chance de devenir efficaces que si elles sont effectuées dans la région urogénitale et seulement dans la mesure où les corrélations nerveuses spécifiques se trouvent rétablies.

Si cette hypothèse n'a pu être directement vérifiée, elle a du moins reçu un commencement de confirmation par les résultats des greffes de tissu adipeux, effectuées sous la peau. Dans ce cas, en effet, le tissu adipeux transplanté se trouve soustrait à l'action inhibitrice, attribuée par hypothèse à son innervation normale. Il

doit donc s'hypertrophier et c'est bien ce que l'on constate, dans tous les cas où des conditions de dénutrition ne viennent pas masquer le résultat. Il est vrai que, dans la plupart des cas, ces greffes ont malheureusement été faites sur des castrats, ce qui pourrait laisser supposer qu'elles traduisent, dans leur nouvel emplacement, un trouble général de métabolisme dû à la castration, si nous ne savions que cette interprétation est erronée. D'ailleurs cette hypertrophie se produit tout aussi bien quand les corps adipeux sont greffés en même temps que des morceaux de testicules qui grossissent et sécrètent des hormones très actives. Cette dernière condition expérimentale est particulièrement intéressante parce qu'elle met en présence les deux organes, corps jaune et testicule, qui ont entre eux des relations de contact, des relations vasculaires qui n'empêchent pas l'hypertrophie des corps adipeux de se produire; celle-ci apparaît cependant, comme toute naturelle, puisque les deux organes ne sont plus reliés par leurs corrélations nerveuses normales. Enfin, les corps adipeux, greffés sur animaux normaux, s'hypertrophient dans leur nouvel emplacement : on ne peut invoquer ici aucune modification générale du métabolisme, la seule raison pouvant expliquer cette hypertrophie est la suppression de l'innervation spécifique normale des corps jaunes.

Il semble donc que la seule hypothèse, permettant actuellement de comprendre l'ensemble des résultats, soit d'admettre que les glandes génitales exercent sur les corps jaunes une action régulatrice par le moyen de corrélations nerveuses spécifiques localisées dans la région urogénitale.

CONCLUSIONS

I. Les corps adipo-lymphoïdes des Batraciens présentent des variations de volume, dues principalement à des changements dans la quantité de graisse que renferment leurs cellules. Ces variations sont en premier lieu fonction de l'état général de l'organisme, toute dénutrition entraînant l'atrophie des corps jaunes, toute suralimentation leur hypertrophie. Il existe, en plus, un cycle de variations saisonnières, qui est parallèle, dans ses grandes lignes, au cycle annuel de la glande génitale.

II. La castration bilatérale, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, entraîne une hypertrophie persistante et croissante des corps jaunes qui est une véritable caractéristique des castrats. Cette hypertrophie souvent considérable, les corps jaunes pouvant présenter un volume et un poids environ 10.000 fois supérieurs à ceux d'un Crapaud normal, après quelques années, s'accompagne d'un changement dans la coloration des corps adipo-lymphoïdes qui, de jaunes dorés, deviennent blancs, rosés. Cette hypertrophie, après la castration totale, a été constatée chez 13 Crapauds ♂, 4 Crapauds ♀, 2 *Rana temporaria* ♂, et 10 *Triton cristatus* ♂. Elle se rencontre donc aussi bien chez les Urodèles que chez les Anoures; elle est progressive et il faut attendre, en moyenne, un an pour qu'elle ait atteint un degré notable. L'existence de cette hypertrophie après castration pose le problème de l'existence de corrélations entre la glande génitale et les corps adipo-lymphoïdes.

III. La castration unilatérale entraîne également une hypertrophie caractéristique des corps jaunes des deux côtés. Cette hypertrophie reste, cependant, toujours inférieure à celle qui suit la castration bilatérale. Ces résultats ont été obtenus sur 12 Crapauds ♂, 7 Crapauds ♀, sur 2 Grenouilles ♂, 6 Grenouilles ♀, et, enfin, sur 9 Tritons ♂. Il semble que cette hypertrophie moyenne soit le résultat global de deux tendances inverses: une tendance à l'hypertrophie, due à l'absence de la gonade d'un côté et une tendance à l'atrophie, due à la présence de la gonade de l'autre côté.

IV. Les hypothèses, invoquées en premier lieu, pour expliquer l'hypertrophie des corps jaunes après castration, ont été: 1° le corps jaune traduit une tendance générale à l'engraissement, due à une perturbation du métabolisme consécutive à la castration; 2° la gonade utilise normalement les graisses renfermées dans le corps jaune et c'est la suppression de cette utilisation qui explique l'hypertrophie de ces organes après castration; 3° la gonade exerce, par voie hormonique, une action régulatrice sur le fonctionnement des corps adipo-lymphoïdes. Ces trois hypothèses se sont révélées inadéquates en présence des résultats apportés par les greffes de glandes génitales.

V. La greffe sous-cutanée de testicules, sur Crapauds mâles castrés, n'a jamais empêché l'hypertrophie des corps jaunes, bien que les greffons aient été vivants, ainsi que le montrent et leur étude histologique, et le fait qu'ils maintiennent tous les caractères

sexuels secondaires. Ces résultats, basés sur 33 cas, sont opposés à l'idée d'une action hormonique du testicule sur le corps jaune, ainsi qu'à celle d'une utilisation de la graisse de ces organes par le testicule, par la voie de la circulation générale.

VI. Les greffes intrapéritonéales, effectuées sur des Crapauds mâles castrés, conduisent à deux sortes de résultats :

Dans une première série de cas, la greffe ne modifie en rien l'hypertrophie des corps jaunes, bien qu'elle maintienne les caractères sexuels secondaires. Ce résultat négatif a été obtenu dans 21 cas sur 30. Les examens ont montré que les greffes étaient alors fixées, dans cinq cas sur le rein seul, dans 14 cas sur le rein et le corps jaune, dans deux cas sur les corps jaunes seuls. Ce fait montre que la corrélation directe entre la gonade et le corps adipo-lymphoïde n'est pas la condition nécessaire pour empêcher l'hypertrophie étudiée; il montre que celle-ci n'est pas simplement la conséquence d'une non utilisation des réserves des corps jaunes par la gonade.

Dans une deuxième série de cas, la greffe a empêché l'hypertrophie des corps jaunes. Ce résultat positif n'a été constaté que chez neuf animaux, chez lesquels les greffes étaient toujours fixées sur le rein, qu'elles soient en même temps en connexion avec les corps jaunes (sept cas), ou sans aucune relation avec ces derniers (deux cas). Ce fait souligne la remarque précédente que ce n'est pas d'une utilisation directe des graisses par la gonade que résulte l'action inhibitrice exercée normalement par la glande génitale ou expérimentalement par des greffes implantées sur le rein.

VII. On peut rapprocher de ces résultats ceux qui ont été observés chez les Tritons, à la suite de la régénération de testicules, ayant comme point de départ des ilôts laissés accidentellement lors de la castration. Dans sept cas de ce genre, les régénérats étaient fixés sur le poumon et n'ont nullement empêché l'hypertrophie des corps jaunes. Dans deux cas, au contraire, les régénérats s'étaient développés sur place aux dépens de reliquats testiculaires et l'hypertrophie ne s'était pas produite.

VIII. L'ensemble de ces faits montre que l'hypertrophie due à la castration n'est la conséquence ni d'un changement général du métabolisme, ni d'une absence d'utilisation des graisses par la gonade, ni d'une action hormonique exercée par la glande génitale. D'ailleurs, l'hypertrophie qui suit la castration unilatérale comporte

les mêmes enseignements puisqu'ici il n'y a pas changement du métabolisme. L'animal garde un testicule qui s'hypertrophie et il n'a rien d'un castrat; il n'y a aucune raison pour que le testicule restant n'utilise pas les graisses du corps jaune qui lui est soudé, ni pour qu'il ne fournisse pas les hormones nécessaires.

IX. Les résultats conduisent à une nouvelle hypothèse, d'après laquelle de la gonade partiraient des fibres nerveuses centripètes aboutissant aux ganglions sympathiques de la région rénale d'où repartiraient des nerfs destinés aux corps adipo-lymphoïdes et exerçant sur leur hypertrophie une action inhibitrice. Les possibilités d'anastomoses entre les centres ganglionaires des deux côtés expliqueraient le caractère bilatéral des transformations subies par les corps jaunes, même après une opération ne portant que sur la gonade d'un seul côté.

X. Cette hypothèse, à laquelle on est conduit, par exclusion, permettrait de comprendre que les greffes de gonades n'agissent jamais si elles sont implantées sous la peau ou sur les corps jaunes eux-mêmes. Ces greffes ne peuvent supprimer l'hypertrophie de ces organes que si elles sont implantées dans la région urogénitale et seulement dans la mesure où les corrélations nerveuses spécifiques sont rétablies.

XI. Cette hypothèse se trouve partiellement confirmée par les résultats des transplantations de corps adipo-lymphoïdes sous la peau, qui auraient pour effet de soustraire ces organes à leur innervation régulatrice. Il a été constaté que cette hypertrophie se produit toujours, sauf dans le cas où les animaux sont malades et amaigris; elle a lieu 1° après transplantation de corps adipeux sur castrats, 2° après transplantation de fragments intimément mélangés de corps jaunes et de testicules sur castrats. Cette dernière expérience est intéressante, en ce qu'elle montre que les fragments de testicule sont complètement impuissants pour empêcher l'hypertrophie des corps jaunes, malgré que les deux organes soient intimément soudés l'un à l'autre. 3° Cette hypertrophie se produit aussi lorsque les corps adipo-lymphoïdes sont transplantés sous la peau d'animaux normaux. On ne peut vraiment invoquer dans ce cas d'autre cause à l'hypertrophie que la transplantation de ces organes hors de leurs corrélations normales.

XII. La castration partielle, consistant à enlever soit l'organe de Bidder et la partie antérieure du testicule, soit au contraire la

partie postérieure du testicule, entraîne aussi une hypertrophie de valeur moyenne des corps adipo-lymphoïdes. Il semble que l'ablation de la partie postérieure du testicule entraîne la plus forte hypertrophie. La castration partielle, chez la femelle, provoque aussi une hypertrophie de même degré. Ces résultats qui ne sont compréhensibles à la lumière d'aucune des trois premières hypothèses, paraissent susceptibles d'être rattachés à la destruction partielle des voies appartenant au système de corrélations nerveuses entre la gonade et les corps jaunes.

XIII. Même des lésions des testicules, consistant dans des sections transversales multiples de ces organes, peuvent entraîner aussi un certain degré d'hypertrophie. Il est probable que ce résultat, par ailleurs difficilement explicable, est à mettre sur le compte de la désorganisation et de la section des fibres nerveuses intratesticulaires.

XIV. Les corrélations entre testicules et corps jaunes, dont la réalité est démontrée par l'action de la castration sur ces derniers organes, paraissent, en dernière analyse, trouver leur explication dans l'hypothèse d'une action inhibitrice exercée par la glande génitale sur les corps jaunes des deux côtés par voie nerveuse. L'existence de telles corrélations est d'autant plus intéressante qu'il s'agit des glandes génitales, si bien connues par ailleurs en ce qui concerne leurs corrélations d'ordre hormonique avec le reste de l'organisme.

XV. Au cours de l'examen des greffes et des régénérats de testicules, j'ai constamment retrouvé la phase d'ovogenèse transitoire observée déjà par K. Ponse et sur laquelle E. Guyénot et K. Ponse ont attiré l'attention, en montrant qu'elle avait la signification d'une intersexualité phénotypique de la gonade et se rattachait à la constitution génétique des mâles de Batraciens. J'ai également rencontré cette intersexualité dans les régénérats de testicules de Tritons; c'est, je crois, la première fois qu'elle est signalée chez les Urodèles.

AUTEURS CITÉS

1899. Bouin. *Origine des corps adipeux chez Rana temporaria.* Bibliograph. anat., T. 7, pp. 301-350.

1901. — *Histogénèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria.* Arch. de Biol., T. 17, pp. 201-381.

1927. Du Bois, A.-M. *Action des glandes génitales sur les corps adipolymphoïdes des Batraciens.* C. R. Soc. Biol., T. 97, p. 543.

1927. Du Bois et Ponse, K. *Hypogénitalisme chez Rana esculenta.* C. R. Soc. Biol., T. 97, p. 544.

1927. De Beaumont, J. et Du Bois, A.-M. *Intersexualité phénotypique de la glande génitale mâle chez le Triton.* C. R. Soc. Biol., T. 97, p. 1323.

1896. Gaupp, Eckert und Wiedersheim. *Anatomie des Frosches.* B.

1894. Giglio-Tos. *Sui corpi grassi negli Anfibi.* Atti R. Accad. Sc. Torino, T. 30, p. 853.

1895. — *Sull' origine dei corpi grassi negli Anfibi.* Ibid., T. 31, p. 251.

1899. Giles, A.-E. *Development of the fat-bodies in Rana temporaria.* Quart. Journ. of Micros. Sc., T. 29, pp. 133-142.

1923. Guyénot, E. et Ponse, K. *Inversion expérimentale du type sexuel dans la gonade du Crapaud.* C. R. Soc. Biol., T. 89, p. 4.

1927. — *Questions théoriques soulevées par le cas de l'organe de Bidder du Crapaud.* Ibid., T. 96, p. 835.

1911. Kennel. *Les corps adipo-lymphoïdes de quelques Batraciens.* C.R. Acad. Sc., T. 152, p. 1352.

1911. — *Sur la fonction de réserves adipeuses des corps adipo-lymphoïdes.* Ibid., T. 153, p. 505.

1912. — *Les corps adipo-lymphoïdes des Batraciens.* Ibid., T. 154, p. 1378.

1910. Meyns. *Ueber Froschhodentransplantation.* Arch. f. ges. Phys., Bd. 132, S. 433-492.

1906. Nussbaum, M. *Ueber den Einfluss der Jahreszeit, des Alters und der Ernährung auf die Form der Hoden und Hodenzellen der Batrachier.* Arch. f. mikr. Anat., Bd. 68, S. 1-121.

1909. — *Hoden und Brunstorgane des braunen Laubfrosches (Rana fusca).* Pflüger's Arch. f. ges. Phys., Bd. 126, S. 519-574.

1918. Patzelt, V. *Ueber verschiedene Missbildungen beim Frosch, zugleich ein Beitrag zur Histologie und Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates.* Arch. f. Entw. Mech., Bd. 44, S. 256-290.

1924. — *Hypoplasie der Keimdrüsen und das Verhalten der Zwischenzellen bei Rana esculenta.* Arch. f. mikr. Anat. und Entw. Mech., Bd. 100, S. 4-10.

1924. PONSE, K. *L'organe de Bidder et le déterminisme des caractères sexuels secondaires du Crapaud (Bufo vulgaris).* Rev. suisse de Zool., T. 31, pp. 177-336.

1912. SMITH et SHUSTER. *Studies in the experimental analysis of sex. 8) On the effects of the removal and transplantation of the gonad in the Frog.* Quart. Journ. of micros. Sc., T. 57.

1913. SMITH. *On the effects of castration on the thumb in the Frog.* Zool. Anzeiger, Bd. 41, S. 623.

1923. WELTI, E. *Le sort des autogreffes chez le Crapaud.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, T. 40.

1923. — *Les homogreffes sont-elles capables de persister chez le Crapaud ?* Ibid., T. 40.

EXPLICATION DE LA PLANCHE.

FIG. 1. — Crapaud porteur d'une greffe sous-cutanée de corps jaune et testicule.

FIG. 2. — Crapaud porteur d'une greffe sous-cutanée de corps jaune et testicule. Hypertrophie constatée après 15 mois.

FIG. 3. — Photographie montrant l'hypertrophie des corps adipeux chez un Crapaud mâle castré bilatéralement depuis 5 ans ($^3/_4$ de grandeur naturelle).

FIG. 4. — Greffe sous-cutanée de corps jaune et testicule. Coupe faite après 15 mois. Hémalun éosine (× 68).

FIG. 5. — Intersexualité dans un régénérat de testicule, chez le Triton castré bilatéralement, au bout de 15 mois. Hémalun éosine (× 150).

FIG. 6. — Intersexualité dans un régénérat de testicule chez le Triton castré bilatéralement, au bout de 15 mois. Plage de gros ovocytes entourée de faisceaux de spermatozoïdes. Hémalun éosine (× 150).

FIG. 7. — Intersexualité dans un régénérat de Triton, après 15 mois. Ovocytes isolés (× 150).



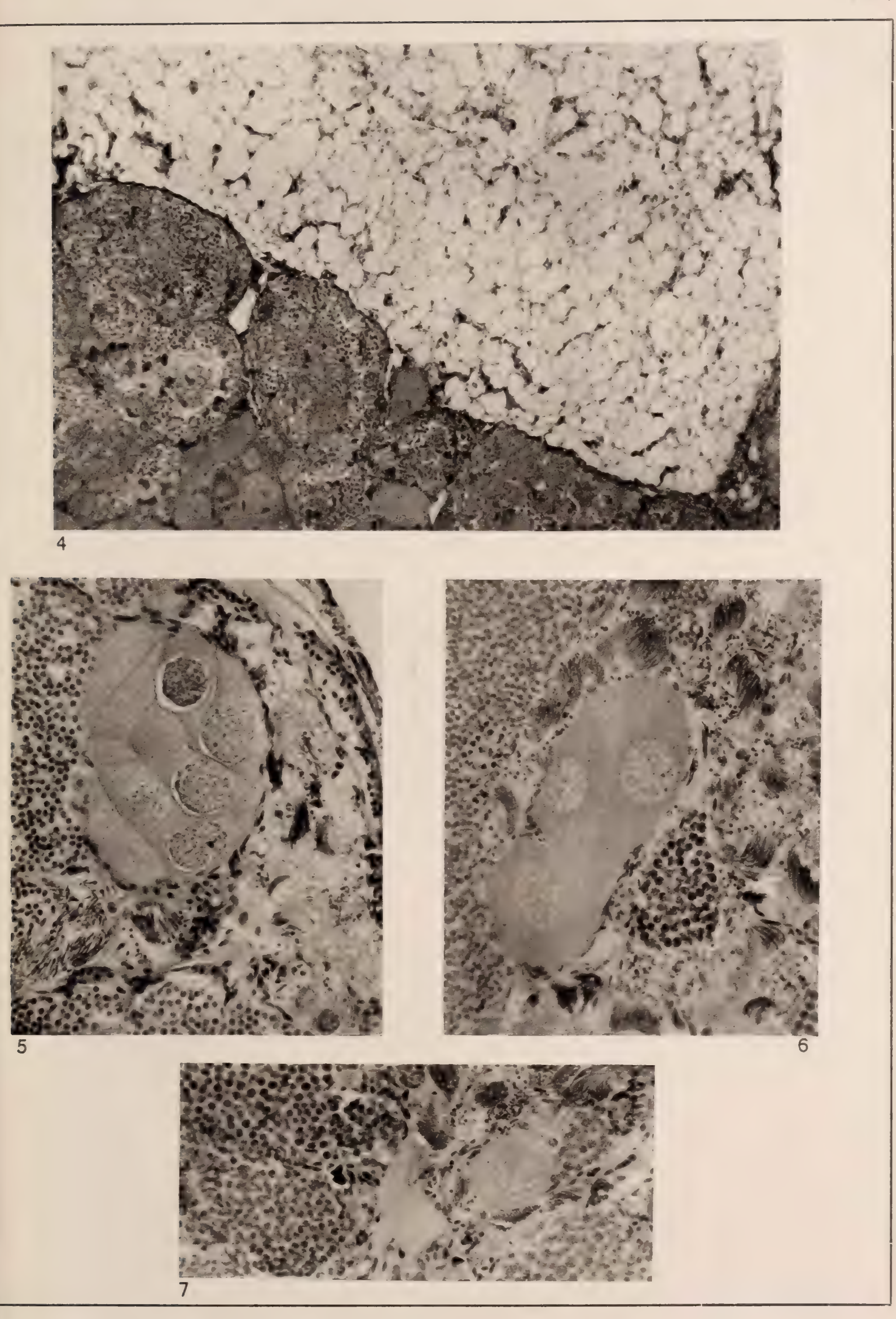
1



2



3



orps jaunes.

Volume 34 Fascicule 1 (Nos 1 à 4). Mars 1927.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. Blanc (Lausanne), O. Fuhrmann (Neuchâtel) E. Guyénot (Genève) et F. Zschokke (Bâle).

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1927

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Vol. 34. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Abonnement : Suisse, fr. 50.—; Union postale, fr. 53.—

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 8 —
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	Fr. 8 —
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. de LESSERT	Fr. 32 50
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	Fr. 3 50
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de LESSERT	Fr. 2 50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	Fr. 12 —
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	Fr. 11 —
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	Fr. 6 50
Fasc. 9.	OPILIONS par R. de LESSERT	Fr. 4 50
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. de LESSERT	Fr. 1 —
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	Fr. 17 50
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	Fr. 3 —
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	Fr. 3 —
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	Fr. 4 50
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	Fr. 2 50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	Fr. 4.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	Fr. 15.—

CATALOGUE GÉNÉRAL DES MINÉRAUX

par E. JOUKOWSKY

Fr. 6.—

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches : Fr. 200.—

Volume 34. Fascicule 2 (Nos 5 à 13). Mai 1927.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. Blanc (Lausanne), O. Fuhrmann (Neuchâtel)
E. Guyénot (Genève) et F. Zschokke (Bâle).

Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée générale de la Société Zoologique Suisse, tenue à Berne, les 26 et 27 mars 1926.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
—
1927

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Vol. 34. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Abonnement : Suisse, fr. 50.—; Union postale, fr. 53

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 8 —
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	Fr. 8 —
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. de LESSERT	Fr. 32 50
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	Fr. 3 50
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de LESSERT	Fr. 2 50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	Fr. 12 —
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	Fr. 11 —
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	Fr. 6 50
Fasc. 9.	OPILIONS par R. de LESSERT	Fr. 4 50
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. de LESSERT	Fr. 1 —
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	Fr. 17 50
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	Fr. 3 —
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	Fr. 3 —
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	Fr. 4 50
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	Fr. 2 50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	Fr. 4.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	Fr. 15.—

CATALOGUE GÉNÉRAL DES MINÉRAUX

par E. JOUKOWSKY

Fr. 6.—

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches : Fr. 200.—

En vente chez GEORG & Cie, libraires, GENÈVE

Volume 34. Fascicule 3 (Nos 14 à 17). Septembre 1927.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. Blanc (Lausanne), O. Fuhrmann (Neuchâtel)
E. Guyénot (Genève) et F. Zschokke (Bâle).

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1927

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Vol. 34. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle. Genève.

Volume 34. Fascicule 4 (Nos 18 et 19). Décembre 1927.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. Blanc (Lausanne), O. Fuhrmann (Neuchâtel)
E. Guyénot (Genève) et F. Zschokke (Bâle).

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
—
1927

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Vol. 34. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle. Genève.


AMNH LIBRARY
100016568